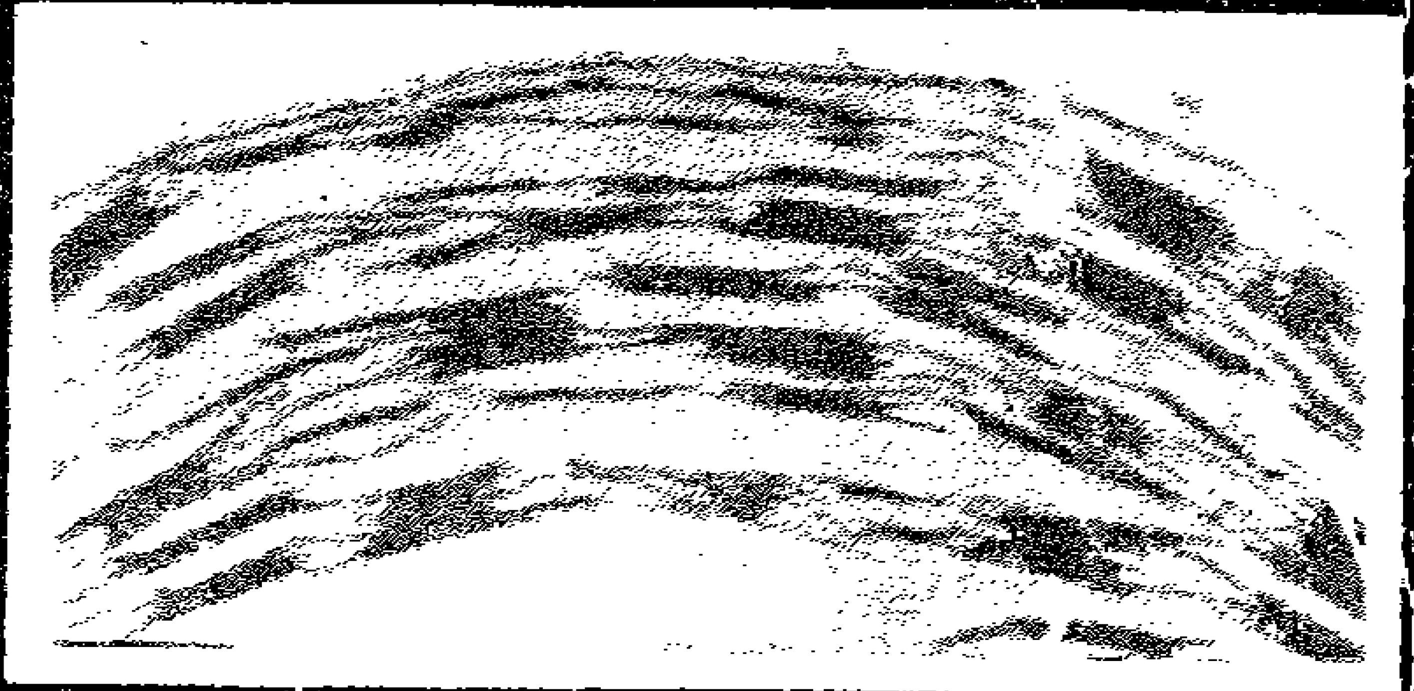
علم الخلية

الدكتور محمود أحمد البنهاوي

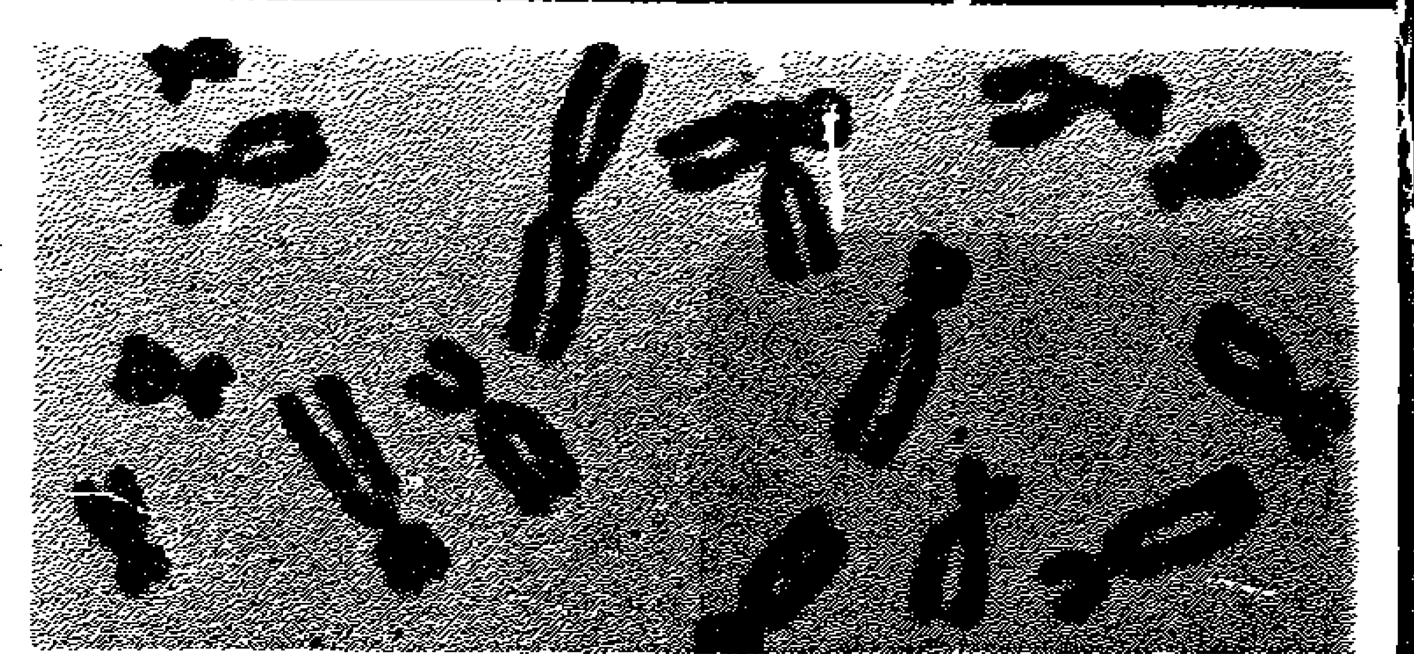
الدكتور فهمي إبراهيم خطاب

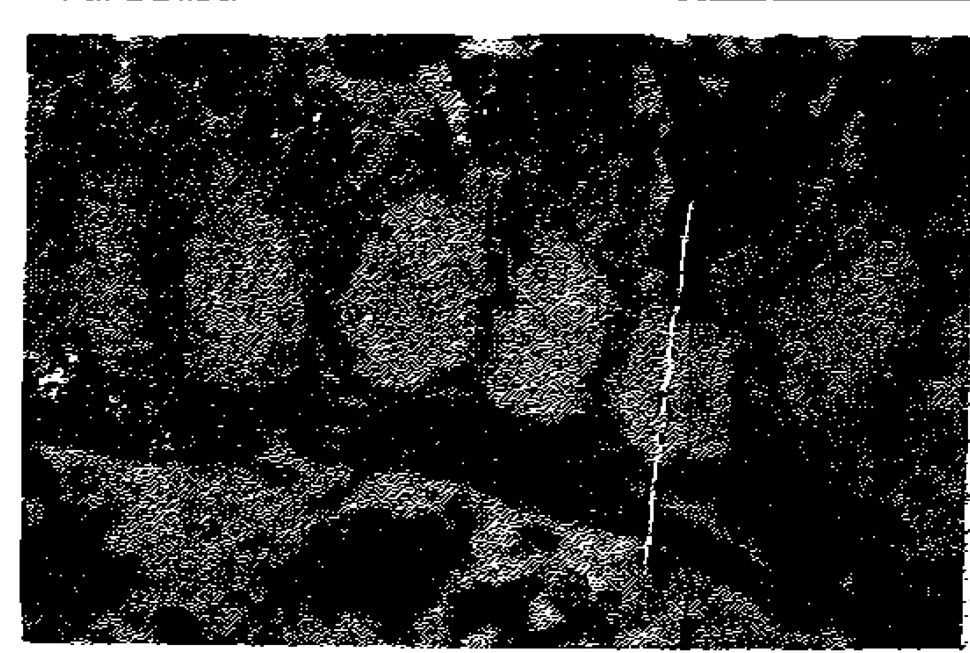
الدكتور منير علي الجنزوري

الدكتور عبد الفتاح محمود الشرشابي











دار المعارف

علم الخليـــة

ترجمة

الدكتور / محمود أحمد البنهاوى الدكتور / فهمى إبراهيم خطاب

الدكتور / منير على الجنزورى

كلية العلوم - جامعة عين شمس

و

الدكتور / عبد الفتاح محمود الشرشابى

كلية التربية - جامعة القاهرة (فرع الفيوم)

الطبعة الثانية

١٩٩٩



دار المعارف

هذا الكتاب ترجمة للكتاب الذى قام بتأليفه باللغة الإنجليزية كل من

الأستاذ الدكتور / محمود أحمد البنهاوى

والأستاذ الدكتور/ فهمى إبراهيم خطاب

وصدر عن دار المعارف عام ١٩٩٠

تحت عنوان

" THE CELL " Structure and Function

By

EL-BANHAWY and KHATTAB .

الناشر : دار المعارف - ١١١٩ كورنيش النيل - القاهرة ج . م . ع .

مقدمة الطبعة الثانية

بسم الله الرحمن الرحيم

القارىء العزيز :

يسعد المؤلفين أن يقدموا الطبعة الثانية من هذا الكتاب «الخلية : التركيب والوظيفة»، ويملؤهم الشعور بالامتنان لله سبحانه وتعالى أولاً ولجميع الإخوة والزملاء العاملين فى نطاق هذا التخصص على ما قوبلت به الطبعة الأولى من هذا الكتاب من حفاوة وترحيب، ولعلهم وجدوا فيه بغيتهم من جودة وعمق التعرف بهذا الموضوع الهام من كافة نواحيه ـ ولعل ذلك كان واضحا من الطلب الملح على المؤلفً منذ نفاد الطبعة الأولى منه مما دفع المؤلفين إلى العمل على صدور هذه الطبعة لتسد نقصا ملحوظا فى المكتبة العلمية العربية فى هذا المجال من الدراسات .

ويرجو المؤلفون أن تلقى هذه الطبعة ما لقيته سابقتها من حفاوة وترحيب كما يرحبون كل الترحيب بأية ملحوظات أو توجيهات لاشك أنها ستقابل بكل عناية واهتمام.

والله ولى التوفيق . . . .

المؤلفون

يناير ١٩٩٩

بسم الله الرحمن الرحيم

تقديم كتاب " علم الخلية "

صدر هذا الكتاب عام ١٩٩٠ عن « دار المعارف » فى مصر (باللغة الإنجليزية) تأليف الأستاذ الدكتور/ محمود أحمد البنهاوى والأستاذ الدكتور / فهمى إبراهيم خطاب من كلية العلوم – جامعة عين شمس ، وكان تحت عنوان :

" THE CELL "
Structure and Function
EL- BANHAWY and KHATTAB

وبمجرد ظهور ذلك الكتاب ، لقى بحمد الله وتوفيقه ، تشجيعاً طيباً واستقبالاً حاراً من الإخوة والزملاء المهتمين بتلك الموضوعات ، وحدث العديد من الاتصالات بالمؤلفين مبدية الرغبة فى إصدار نسخة مترجمة من هذا الكتاب باللغة العربية لتعم الفائدة منه ويكون فى متناول أيدى الذين يميلون إلى دراسة تلك العلوم ومتابعتها وسبر أغوارها بلغتنا العربية المألوفة . وقد سارع المؤلفان إلى العمل على تحقيق ذلك المطلب الجديد بكل عناية واهتمام وأشركا معهما فى ذلك العمل الزميلين الكريمين الأستاذ الدكتور / عبد الفتاح محمود الشرشابى الأستاذ بكلية تربية الفيوم وعميدها والأستاذ الدكتور / منير على الجنزورى الأستاذ بكلية العلوم – جامعة عين شمس ، وذلك لسرعة الإنجاز وتوسيع رقعة التعاون ، وقد قاما بالإسهام فى ترجمة بعض أجزاء من هذا الكتاب ، والمرجو أن تكون قد تحققت الغاية المستهدفة من ذلك .

والواقع أن هذا الكتاب يستحق وقفة خاصة لتفصيله وتوضيحه إلى قراء اللغة العربية الكرام بما سبق أن ورد مثيله تقريبا فى تقديم النسخة التى صدرت باللغة الإنجليزية .

هذا الكتاب يتناول مفاهيم علم الخلية ومجالاتها المختلفة منذ اكتشاف الخلية والتعرف عليها لأول مرة عام ١٦٦٥ حتى وقتنا الحالى ، وذلك بصورة مركزة ، ولكنها ليست بالكثيفة أو المكدسة ، وطريقة مبسطة نسبيا ، ولكنها ليست بالمسطحة أو المتساهلة . وكان الرائد الأساسى فى ذلك العمل ، الأصول المبكرة لتلك المعلومات والمفاهيم العلمية ونسبتها إلى أصحاب الفضل الأول فى التوصل إليها ثم ما أضافته الأجيال المتعاقبة فى تلك النواحى الهامة .

والواقع أن علوم الخلية – بمفهومها الحديث – قريبة العهد نسبيا بما يمكن القول باطمئنان أنها لم تدخل حيز العلوم البيولوجية كفرع محدد المعلم ، واضح القسمات إلا منذ ما لايزيد عن الخمسين عاما تقريباً . غير أنها ما كادت تبدأ حتى اندفعت اندفاعاً هائلاً ، وتقدمت– ومازالت تتقدم بخطى سريعة متلاحقة مكتسبة من الأهمية البالغة ما أهلها لأن يطلق عليها «علوم المستقبل» دون أدنى شك . ولعل أبلغ دليل على ذلك ، من خلال الممارسة الحالية ، أنه خلال تلك الفترة القصيرة التى انقضت منذ ظهور النسخة الإنجليزية فى العام السابق (١٩٩٠) توفر لدى مؤلفى الكتاب بعض النواحى بالغة الحداثة قاما بتضمينها فى النسخة العربية المعروضة حاليا ، ولعل الفرصة تسنح لتضمينها فى النسخة الأجنبية عند إعادة طبعها بعون الله .

ولعله من ضمن الأسباب الرئيسية لذلك الاهتمام البالغ بعلوم الخلية ودراساتها ما أدركه الخاصة والعامة من أن « الخلية » ليست تركيباً يفحص أو موضوعاً يدرس ، إنما هي لبنة الحياة الرئيسية ووحدتها الأساسية بالنسبة لجميع الكائنات الحية على إختلاف أنواعها ومراتبها . فأى كائن منها إنما نشأ فى الأصل من خلية واحدة فقط هى ما يسمى « الزيجوت » أو البويضة المخصبة التى تكونت نتيجة اندماج الخلية البيضية (البويضة) للأم مع الخلية المنوية للأب . ومن هذه البذرة نما الجسم بأكمله . ومن زاوية أخرى ، يمكن القول أن جميع الكائنات الحية ، إما أن تتكون من خلية واحدة فقط تؤدى كل وظائف الحياة المألوفة ومناشطها المعروفة أو من آلاف أو ملايين الخلايا مترتبة بطريقة خاصة ومتناسقة مع بعضها حسب قوانين ونظم محكمة محددة ؛ تقوم كل منها بوظيفة معينة ، وتعمل كلها متعاونة مع بعضها لصالح المجموع ، وهو الجسم كله . فإذا صحت هذه الخلايا وأدت مهامها المنوطة بها بصورة سليمة سوية صلح حال الجسم بأكمله . وإذا مرضت الخلايا واختلت وظائفها مرض الجسم بأكمله . ولعله تجدر الإشارة هنا إلى الحديث الشريف القائل « مثل المؤمنين فى توادهم وتراحمهم كمثل الجسد الواحد ، إذا اشتكى منه عضو تداعت له سائر الأعضاء بالسهر والحمى » ، وما يقال عن الأعضاء هنا ينطبق تماما على الخلايا الجسمية . فعندما أصاب العجز والمرض خلايا البنكرياس أصيب الفرد بمرض «السكرى» وإذا اختل نشاط خلايا الغدة النخامية نتج الفرد قزما أو عملاقا . وقد تعرض خلية واحدة فقط فى الجسم كله متحولة إلى خلية خبيثة أو سرطانية ؛ قد تؤدى إلى إمراض الجسد بأكمله . وعلى ذلك أصبح التعريف الحديث للمرض « أنه خلل يحدث فى خلايا معينة ينعكس كحالة مرضية واضحة » . ولعل ذلك ما جعل الخلية مجالاً خصباً للدراسات والبحوث في جميع تلك الحالات .

كذلك تجدر الإشارة هنا إلى أن الخلية هى حاوية العناصر الوراثية التى تتحكم منذ البداية المبكرة فى تحديد الخصائص والأنماط الوراثية للفرد بأكمله .

ولامجال للإفاضة أكثر من ذلك ، ركما قال أحد علماء الخلية مؤخرا إن : « كل ما عرفناه حتى الآن عن الخلية أقل بكثير مما يتعين علينا معرفته ، وحين نفهم الخلية فهما كاملاً ستكون عندئذ قد فهمنا الحياة فهما تاما ، ولكن يبدو أن الشوط ما زال بعيداً حتى التوصل إلى ذلك الهدف » .

إن ما يجرى داخل الخلية ، كما ذكر عالم متخصص آخر ، « أمر يحير العقول والأفهام ويدل دلالة قاطعة على أن هناك قوة عظمى هى التى تحكم هذه الأمور وتسيرها وتنظمها » .

ونظراً للدور الخطير الذى لعبته الأجهزة والمعدات الخاصة بالفحوص والدراسات الخلوية ، وما حدث فيها من تطور مذهل ، فإن القارئ العزيز سيلحظ بسهولة أن الكتاب متضمن لأكبر قدر مستطاع من المعلومات عن هذه الاجهزة والمعدات وصورها وبيان أهميتها بدءا من ميكروسكوب « روبرت هوك » الذى اكتشف به الخلية لأول مرة حتى أحدث الميكروسكوبات الإلكترونية التى لم يكد يمضى على تصميمها اكثر من عامين أو ثلاثة .

القارئ الكريم ، لعل هذا الجهد المتواضع - ولكنه غير السهل - يكون قد أسهم - بقدر ما - فى توفير تلك المعلومات فى المكتبة العربية ، ولعله يلقى التوفيق والقبول ولاشك أن أية ملاحظات أو تعليقات ستلقى كل تقدير وإهتمام .

شكراً جزيلا لكل من له فضل صغير أو كبير فى الحث على القيام بهذا العمل وظهوره إلى حيز الوجود . جزى الله الجمع خير الجزاء .

﴿وقل أعملوا فسيرى الله عملكم ورسوله والمؤمنون﴾

﴿صدق الله العظيم﴾

القاهرة فى سبتمبر ١٩٩١

محتويات الكتاب

الصفحة

تقديم ٥

الفصل الأول

مقدمة ٢١

لمحة تاريخية عن علم الخلية ٢٢

العلاقة بين علم الخلية وفروع العلوم البيولوجية الأخرى ٢٦

الفصل الثانى

الأجهزة والطرق المستخدمة فى دراسة الخلية ٢٩

الميكروسكوب الضوئى ٢٩

ميكروسكوب التباين ٢٩

ميكروسكوب التداخل ٣٠

ميكروسكوب الأشعة فوق البنفسجية ٣٠

الميكروسكوب الإلكترونى ٣٢

الميكروسكوب الإلكترونى الماسح ٣٤

ميكروسكوب الضوء المستقطب ٣٥

جهاز التشريح الميكروسكوبى ٣٥

طرق دراسة الخلية ٣٦

فحص الخلايا الحية ٣٦

الفحص الحيوى وفوق الحيوى ٣٦

المثبتات المستخدمة فى بيولوجيا الخلية ٣٧

الفورمالين (الفورمالد هايد) ٣٧

الكحول والأسيتون ٣٩

الأيونات والمركبات المعدنية ٣٩

الكروم ٣٩

الصفحة

الزئبق ٣٩
الأوزميوم ٤١

الفصل الثالث

البروتوبلازم ٤٣
التركيب الكيميائى للبروتوبلازم ٤٣
البروتينات ٤٤
المواد الكربوهيدراتية ٤٨
الأحماض النووية ٥١
الليبيدات ٥٣
المكونات غير العضوية فى الخلايا ٥٧
الماء ٥٨
الخصائص الطبيعية (الفيزيقية) للبروتوبلازم ٥٩

الفصل الرابع

التركيب العام للخلية الحيوانية ٦٣
السيتوبلازم ٦٤
النواة ٦٥

الفصل الخامس

غشاء البلازمة ٦٧
تركيب الغشاء الخلوى (البلازمى) ٦٨
النموذج الفسيفسائى (الموزايكو السائل) ٧٠
التركيب الكيماوى لغشاء البلازمة ٧١
تحورات غشاء الخلية ٧٤
أغلفة غشاء البلازمة ٧٧
الأهمية الوظيفية لغشاء البلازمة ٧٩

الصفحة

ميكانيكية (آلية) النفاذية ٨٠

أهمية نفاذية غشاء الخلية ٨٢

الفصل السادس

السيتوبلازم الأساس ٨٣

الإرجاستو بلازم ٨٣

الشبكة الإندوبلازمية ٨٣

أنواع الشبكة الإندوبلازمية ٨٥

العلاقة بين الشبكة الإندوبلازمية والغشاء النووى ٨٧

أهمية الشبكة الإندوبلازمية ٨٨

الريبوسومات ٨٩

الميكروسومات ٩١

الفصل السابع

الميتوكندريا ٩٣

اكتشافها وتعريفها ٩٣

توضيح الميتوكندريا ٩٤

عدم تجانس الميتوكندريا ٩٦

التركيب الدقيق للميتوكندريا ٩٧

سلوك الميتوكندريا ١٠١

التركيب الكيماوى للميتوكندريا ووظائفها ١٠٢

منشأ (أصل أو مصدر) الميتو كندريا ١٠٦

التغيرات المرضية ١٠٧

الفصل الثامن

جهاز جولجى ١١١

اكتشافه والتعرف عليه ١١١

الصفحة

التركيب ١١٢
التركيب الدقيق ١١٤
الشكل العام والحجم والتوزيع ١١٥
التركيب الكيماوى ١١٨
توضيح جهاز جولجى ١١٩
نمو جهاز جولجى ١٢٠
وظائف جهاز جولجى ١٢١
التغيرات المرضية لجهاز جولجى ١٢٨
المجادلات المتعلقة بجهاز جولجى ١٣٠
١ - الليبيدات - جهاز جولجى أو «نظرية التجاويف» ١٣٠
٢ - جهاز جولجى والميتوكندريا ١٣٢
٣ - جهاز جولجى وأجسام نسل ١٣٥
٤ - جهاز جولجى وقنوات هولمجران ١٣٥
أدلة أخرى على حقيقة جهاز جولجى ١٣٥

الفصل التاسع

الليزوسومات والبيروكسيسومات ١٣٧
الليزوسومات ١٣٧
اكتشافها والتعرف عليها ١٣٧
الكشف عن الليزوسومات ١٣٨
التوزيع والحجم ١٤٠
طرز الليزوسومات ١٤٠
الأهمية الوظيفية لليزوسومات ١٤٤
التغيرات الفسيولوجية والمرضية ١٤٤
البيروكسيسومات ١٤٦
منشأ البيروكسيسومات ١٤٦
النشاط الوظيفى للبيروكسيسومات ١٤٦

الصفحة

الفصل العاشر

أجسام نسل ١٤٧

اكتشافها وتعريفها فى البداية ١٤٧

توضيح أجسام نسل ١٤٧

الأهمية الفسيولوجية والاستجابة للمؤثرات المختلفة ١٤٨

الفصل الحادى عشر

الجسم المركزى ١٥١

موقعه فى الخلية ١٥١

التركيب ١٥١

التركيب الدقيق للحبيبة المركزية ١٥٢

الحبيبات المركزية والأهداب والأسواط ١٥٤

الحبيبات المركزية وجهاز الانقسام غير المباشر ١٥٥

الفصل الثانى عشر

التراكيب الليفية ١٦١

الليبفات العصبية ١٦١

اكتشافها والتعرف عليها ١٦١

التركيب بالمجهر الإلكترونى ١٦٣

المراحل التكوينية لليبفيات العصبية ١٦٣

أهمية الليبفات العصبية ١٦٤

التغيرات المرضية فى الليبفات العصبية ١٦٤

الليبفات العضلية ١٦٥

التركيب ١٦٥

التركيب الدقيق لليبفات العضلية ١٦٧

ميكانيكية الانقباض العضلى على أساس فعاليات الخيطيات
العضلية ١٦٩

الصفحة

التركيب البروتينى لليبفات العضلية ١٦٩
الشبكة الإندوبلازمية ١٧٠
وظيفة الشبكة الإندوبلازمية العضلية ١٧١

الفصل الثالث عشر

الخلية النباتية ١٧٣
التركيب الدقيق للخلية النباتية ١٧٦
غشاء الخلية ١٧٦
جدر الخلايا ١٧٨
مادة السيتوبلازم والشبكة الإندوبلازمية ١٨١
جهاز جولجى ١٨٢
الميتوكندريا ١٨٢
البلاستيدات ١٨٤
نشأة وتكوين البلاستيدات ١٨٤
أنواع البلاستيدات ١٨٥
تركيب الكلوروبلاستيدات ١٨٦
وظيفة البلاستيدات الخضراء ١٨٨

الفصل الرابع عشر

النواة البينية ١٩١
شكل النواة ١٩١
حجم النواة ١٩٢
تمركز النواة ١٩٢
تركيب النواة ١٩٣
النواة الحية ١٩٣
الأنوية المثبتة ١٩٣
الغشاء النووى ١٩٣

الصفحة

النويات ١٩٥

الكاربوليمف ١٩٧

الكروماتين ١٩٧

الفصل الخامس عشر

الكروموسومات ١٩٩

اكتشافها وتعريفاتها ١٩٩

استمرارية الكروموسومات ١٩٩

الكاريوتيب أو الثوابت أو النموذج الكروموسى ٢٠٤

التركيب الداخلى للكروموسومات ٢٠٦

الكروموسومات العملاقة ٢١١

الكروموسومات عديدة التضام ٢١٢

طبيعة الكروماتين فى الكروموسومات البوليتينية ٢١٦

الكروموسومات الفرشائية (فرشاة المصباح) ٢١٧

الفصل السادس عشر

التركيب الكيميائى والجزيئى للنواة ٢١٩

دراسة كيمياء نواة الخلية ٢١٩

١ - حامض دى أكسى ريبوكليك (ح د ن) ٢٢٠

استنساخ أو ازدواج (ح د ن) ٢٢٢

ازدواج الكروموسوم و (ح ر ن) ٢٢٦

٢ - حامض الريبونيكليك (ح ر ن) ٢٢٧

الأنواع الأساسية لحامض الريبونيكليك ٢٢٨

أ - حامض الريبونيكليك الريبوسومى ٢٢٨

ب - حامض الريبونيكليك الرسول ٢٢٨

جـ - حامض الريبونيكليك الناقل ٢٢٨

الصفحة

تمثيل البروتين (تكوين البروتين) ٢٢٩

٣ – البروتينات القاعدية ٢٣٢

٤ – البروتينات اللاهستونية ٢٣٢

الإنزيمات النووية ٢٣٣

٥ – بعض المكونات الأخرى ٢٣٣

النويـــة ٢٣٤

تركيبها وكيميائيتها ٢٣٤

التركيب الدقيق ٢٣٤

دورة النوية أثناء انقسام الخلية ٢٣٤

فصل النوية ٢٣٥

وظائف النوية ٢٣٥

الفصل السابع عشر

انقسام الخلية ٢٣٧

الانقسام غير المباشر أو الميتوزى.................................... ٢٣٧

تعليق على الانقسام الميتوزى ٢٤٢

الانقسام المباشر (اللاميتوزى) ٢٤٣

الانقسام الميوزى ٢٤٣

الانقسام الميوزى الأول ٢٤٤

الانقسام الميوزى الثانى ٢٥١

تعليق على الانقسام الميوزى ٢٥٢

الفصل الثامن عشر

الكروموسومات والوراثة ٢٥٣

الوراثة السيتولوجية ٢٥٣

الوراثة المندلية ٢٥٣

قانون مندل الأول ٢٥٤

الصفحة

قانون مندل الثانى ٢٥٦

الارتباط ٢٥٩

العبور ٢٥٩

الغيرات التركيبية للكروموسومات ٢٦٦

التغيرات فى الأعداد الكروموسومية ٢٦٧

الفصل التاسع عشر

الكروموسومات وتعيين الجنس ٢٦٩

نظام تحديد الجنس ٢٧٠

١ - تحديد الجنس بواسطة التوازن الجنينى بين (كروموسوم X)
والكروموسومات الجسمية ٢٧٠

٢ - تحديد الجنس بواسطة العمل المتبادل بين X و Y
(كروموسوم Y) ٢٧٣

٣ - تحديد الجنس فى الأفراد أحادية العدد فى الأفراد الناتجة من
التوالد البكرى ٢٧٤

٤ - تحديد الجنس عن طريق الفعل المختلف لزوج واحد من
الجينات ٢٧٥

٥ - تحديد الجنس تحت تأثير البيئة ٢٧٦

الخنوثة وانقلاب الجنس ٢٧٧

العقم الهجين والانقسام الميوزى ٢٧٨

الكروسومات والتطور ٢٧٨

الفصل العشرون

الحركات الخلوية ٢٨٣

١ - الحركة السيتوبلازمية التموجية أو الدوران الخلوى ٢٨٣

٢ - الحركة الأميبية ٢٨٥

٣ - الحركة الهدبية ٢٨٧

٤ - الحركة العضلية ٢٨٨

الصفحة

الفصل الواحد والعشرون

النفاذيـــة ٢٨٩
الضغط الأزموزى والنفاذية ٢٨٩
تنظيم الضغط الأزموزى ٢٩٠
طرق تعيين نفاذية الخلية ٢٩١
١ - البلازمة ٢٩١
٢ - بلازمة الدم ٢٩١
٣ - النظائر المشعة النشطة ٢٩١
٤ - الانتشار والانتقال النشط ٢٩١
قانون فانت هوف ماريوت ٢٩٦
نفاذية الأيونات (قانون رونان للتوازن) ٢٩٧
اختراق المواد الصلبة والسائلة ٣٠١
الابتلاع أو البلعمة ٣٠١
الارتشاف ٣٠٢
الارتشاف الدقيق أو الارتشاف الشفطى أو الإدمصاص ٣٠٣
الطرد الحلوى ٣٠٣

الفصل الثانى والعشرين

الإنزيمات الخلوية ٣٠٥
التنفس الخلوى ٣٠٩
التنفس اللاهوائى ٣٠٩
التنفس الهوائى ٣١٢
السلسلة التنفسية ٣١٤
فسفرة التأكسد ٣١٥

الفصل الثالث والعشرون

الإفراز الخلوى ٣١٩
الدورة الإفرازية ٣١٩

الصفحة

طرق دراسة الدورة الإفرازية ٣٢١

مصدر مادة الإفراز ٣٢٤

أهمية حبيبات الإفراز ٣٢٧

الفصل الرابع والعشرون

شيخوخة وموت الخلايا ٣٣١

تغيرات الشيخوخة ٣٣٢

أسباب الشيخوخة ٣٣٤

موت الخلايا ٣٣٦

تغيرات الخلايا بعد موتها ٣٣٧

المراجع ٣٣٩

الفصـــل الأول
مقدمـــة

يمكن تعريف علم الخلية (Cytology) أو بيولوجية الخلية (Cell biology) بأنـه العلم الذى يتناول النظام التركيبى والوظيفى لمادة البروتوبلازم، وعلاقة ذلك بالأنشطة الحيوية المختلفة بما فى ذلك نمو الخلايا وتميزها والوراثة والتطور وغيرها. وبعبارة أخرى، فإن علم الخلية هو أحد أفرع العلوم البيولوجية التى تختص بدراسة تركيب الخلايا وكيميائيتها ووظائفها. أى أن هذا العلم يتناول بالتفصيل دراسة الخلايا ومحتوياتها وما يدور بداخلها من العمليات الحيوية المختلفة. فالخلية هى الوحدة التركيبية والوحدة الوظيفية فى الكائنات الحية. وقد درج علماء البيولوجيا فى العصور السابقة على اعتبار أن كلا من النباتات والحيوانات يتكون من وحدات تركيبية قليلة تتكرر فى كل نوع من هذه الأنواع. وكانوا فى ذلك يأخذون فى اعتبارهم التراكيب الأساسية (غير الميكروسكوبية) للكائنات الحية كالجذور والأوراق والزهور فى النباتات والعقل أو الأعضاء المألوفة فى الحيوانات.

وبعد اختراع المجهر فى عام ١٥٩١ تمكن العلماء بواسطته عام ١٦٦٥ من رؤية وحدات دقيقة جدا لا ترى بالعين المجردة وقد أطلقوا عليها اسم الخلايا . واعتبرت الخلايا هى الوحدات الأساسية للمادة الحية. ويعتبر اكتشاف الخلية أمرا بالغ الأهمية وذلك لأننا نعيش الآن فى الحقبة التحليلية للعلم. وعلى ذلك فقد أصبح من الضرورى تحليل الأنشطة الحيوية، أى فصلها إلى عناصرها الرئيسية حتى يمكن التعرف على التحولات الكيميائية وتحولات الطاقة التى يطلق عليها بصورة عامة ظاهرة الحياة.

وقد كان لظهور ميكروسكوب التباين (Phase contrast microscope) الفضل فى التعرف على التنظيم العضوى للخلية، ليس فقط كما يبدو فى الخلية الميتة المثبتة، بل أيضا كما يظهر فى الخلية الحية.

وفى السنوات الأخيرة كان لتقدم وسائل التقنية الخلوية واستخدام الطرق الحديثة (مثل أجهزة X والضوء المستقطب وكلا من الميكروسكوبين الفلوريسى أو الفلورى، والألكترونى) أثر كبير فى تغيير مفهومنا عن تركيب الخلية وتنظيمها العضوى، كما ساعد استخدام الكيمياء الحيوية على التعرف على نواتج المواد الحية، بل حتى على عناصرها الرئيسية مثل ح د ن (DNA)، ح ر ن (RNA) والبروتينات

وغيرها. وبذلك أمكن التعرف بدقة أكثر على تراكيب فى مستوى الجزيئات الكبيرة ، ونشأ عن ذلك فرع جديد فى العلم أطلق عليه البيولوجيا الجزيئية (Molecular biology) مجاله دراسة اشكال الجزيئات وتركيبها وتجميعاتها وترتيبها فى المكونات الأساسية للخلايا. وقد ازدهر هذا العلم ازدهارا كبيرا خلال الأعوام الأخيرة .

وعلى الرغم من معرفتنا الواسعة بمورفولوجية الخلايا وتركيبها ووظائفها ، الا أنه لايزال هناك سؤال لم يجد بعد الاجابة الملائمة ألا هو : **هل جميع العمليات الحيوية فى الخلية ذات طبيعة فيزيائية كيميائية (ميكانيكية) بحتة ، أم أن هناك قوة معينة هى التى تعمل على تنظيم تلك العمليات الحيوية ؟-** إن الأدوات المتوفرة حاليا للدراسة فى هذا المجال بعضها فيزيائى وبعضها كيميائى ، هذا علاوة على النواحى التجريبية المختلفة ، ومع ذلك فليس أمامنا إلاأن نوافق جودارد (Goddard)على رأيه الذى نادى بة ١٩٥٨ وهو أنه " **إذاتسير لنا أن نفهم الخلية فهماحقيقيا ونفهم أسرارها فإننا عندئذ قد نستطيع فهم الحياة ذاتها** ".

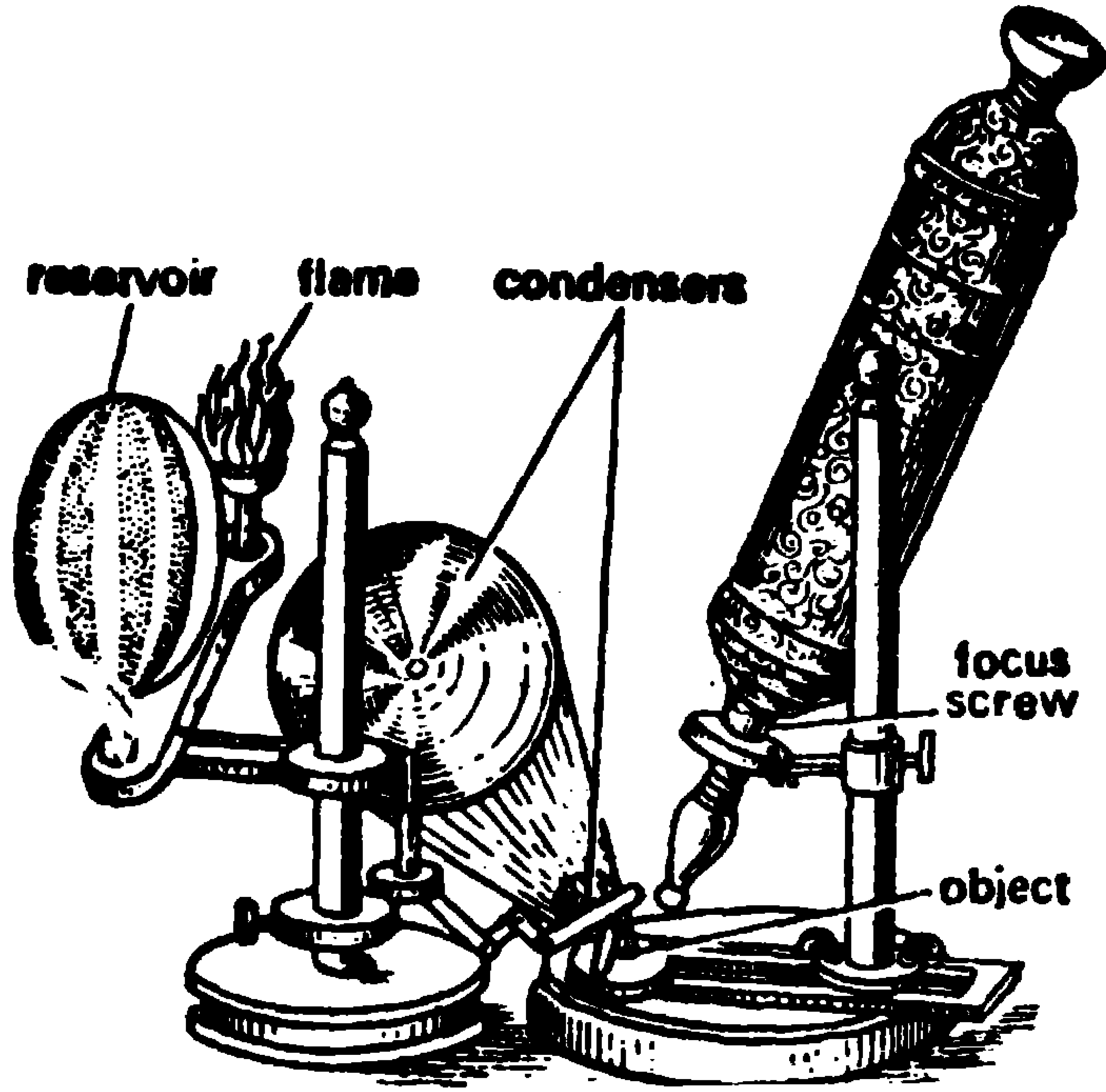
لمحة تاريخية عن علم الخلية

History of Cytology

اكتشاف الخلية (Discovery of the Cell) **والنظرية الخلوية** (Cell Theory)

لقد كانت معلوماتنا عن علمى الحيوان والنبات حتى القرن السابع عشر قاصرة على التراكيب التى يمكن رؤيتها بالعين المجردة ، فلما اخترع المجهر (الميكروسكوب) فى أواخر القرن السادس عشر تمكن العلماء بواسطته من معرفة الكثير عن دقائق تركيب تلك الكائنات ، ففى عام ١٦٦٥ وجد روبرت هوك (Robert Hooke) أثناء فحصه لقطاع رقيق من الفلين تحت المجهر (شكل ١) أنه يتركب من حجرات صغيرة جوفاء اطلق عليها اسم الخلايا (Cells) لشبهها بخلايا الرهبان فى الأديرة أو خلايا نحل العسل . وكان روبرت هوك هو أول من استخدم لفظ خلية فى علم الحياة . ولقد استرعى نظر هوك فى تلك الخلايا أنها محاطة بجدر واضحة ولكنه لم يتبين وجود مـــادة حية فى داخلها . وظل جدار الخلية (Cell wall) معتبرا أهم مكونات الخلية النباتية حتى أوائل القرن التاسع عشر حيث استرعت محتويات الخلية نظر عدد كبير من العلماء وقد وصفها معظمهم على أنها عصارة هلامية (جيلاتينية) . وفى هذه العصارة اكتشف روبرت براون Rrobert Brown) النواة (nucleus) عام ١٨٣١. وبينما يعزى اكشاف النواة عادة إلى بروبرت

براون إلا أن الحقيقة خلاف ذلك . فالنواة قد سبق مشاهدتها فى كرات الدم الحمراء فى سمك السالمون بواسطة ليفنهوك (Lieuwenhoek) عام ١٧٠٠ ، كما شاهدها فونتانا (Fontana) عام ١٧٨١ فى خلايا بعض الأنسجة .



شكل (١) ميكروسكوب " روبرت هوك "

وفى عام ١٨٣٨ أوضح عالم النبات الألمانى شلايدن (Schleiden) أن الخلايا هى الوحدات التركيبية للنبات ، وبعبارة أخرى فإن شلايدن هو أول من أشار إلى أن جميع الأنسجة النباتية تتكون من خلايا ، أى أ ن الخلية هى وحدة تركيب النبات . .وقد توصل عالم الحيوان الألمانى شفان (Schwann) فى عام ١٨٣٩ إلى نفس النتيجة بالنسبة للحيوان . ولقد كان شفـان أول مـن استخدم عبارة النظرية الخلوية (Cell Theory) وكان يقصد بذلك أن " الخلايا عبارة عن كائنات ، وأن الحيوانات والنباتات ما هى إلا تجمعات من تلك الكائنات مرتبة وفقا لقوانين معينة ".

وبعبارة أخرى ، يرى شلايدن وشفان أن جميع الكائنات الحية حيوانية كانت أم نباتية تتركب أجسامها من خلايا ، ومع أن هذه النظرية ترتبط دائما باسمى كلا من شلايدن ، وشفان إلا ان كثيرا من العلماء امثال ميربل Mirbel (١٨٠٨ - ١٨٠٩) ، لامارك Lamarck (١٨٠٩) وتيربين Turbin (١٨٢٦) ومايير Meyer (١٨٣٠) وفون موهل Von Mohl (١٨٣١) سبق أن توصلوا إلى نفس النظرية الخلوية بصورة أكثر أو أقل اكتمالا .

وفى عام ١٨٣٥ فحص العالم الفرنسى ديجاردن (Dujardin) محتويات الخلايا فى بعض الكائنات الدقيقة مثل الريزوبودا والفورا مينيفرا ووصفها بأنها مادة جيلاتينية متجانسة شفافة مرنة متقبضة ولا تذوب فى الماء وأطلق على تلك المادة لفظ ساركود (Sarcode) .

وفى عام ١٨٤٠ أطلق بركنجه (Purkinje) لأول مرة لفظ بروتوبلازم (Protoplasm) على محتويات الخلية الحيوانية . وبعد سنوات (فى عام ١٨٤٦) أقر ڤون موهل (Von Mohl) بركمنجة على رأيه واستعمل نفس الإسم لمحتويات الخلية النباتية .

ويرجع الفضل إلى العالم الألمانى ماكس شولتز (Max-Schultze) الذى أوضح فى عام ١٨٦١ أوجه التشابه الأساسية بين الساركود والبروتوبلازم فى كل من الخلايا الحيوانية والنباتية وأعلن عن نظرية فى هذا المجال أطلق عليها هيرتويج (Hertwig) فيما بعد (عام ١٨٩٢) نظرية البروتوبلازم (Protoplasm Theory) . ولقد تحقق العلماء من أن البروتوبلازم (ومعناه المادة الحية الأولية) هو المكون الأساسى للخلايا فى كل من الحيوان والنبات ، وأن جدار الخلية - بالإضافة إلى كونه ميتا - فإنه يوجد فقط فى الخلايا النباتية بينما لا يوجد فى الخلايا الحيوانية . وبناء على ذلك فقد عرفت الخلية بأنها كتلة من البروتوبلازم (السيتوبلازم) تحتوى على نواة ويحيط بها غشاء خلوى رقيق ، وهذا التعريف ، وإن كان أفضل من سابقه الذى يعتبر الخلية " وحدة المادة الحية ، إلا أنه لا يزال قاصرا لعدة أسباب ، إذ قد وجد أن البروتوبلازم فى كثير من الحيوانات الأولية يحتوى على نواتين أو أكثر ، وبالمثل فإن بعض الأنسجة فى الحيوانات الراقية تحتوى خلاياها على نواتين (مثل الخلايا العصبية فى العقدة العصبية السمبثاوية الأمامية فى الأرنب) أو عدد كثير من الأنوية (كما هو الحال فى الخلايا العضلية المخططة) . بالاضافة إلى ذلك فان بعض الخلايا لا نواة لها كما هو الحال فى

كرات الدم الحمراء تامة النمو فى الثدييات حيث تختفى النواة أثناء عملية تكوينها . وقد تحتوى الخلية على مواد نووية ليس لها شكل ومفهوم النواة المألوفين وذلك فى بعض الحيوانات الأولية . وأخيرا فإن بعض العلماء يرون أن هناك ترابطا بين الخلايا ، ولذلك فليس من المنطق النظر إلى الكائن الحى على أنه يتكون من خلايا متناثرة تتعاون فسيولوجيا ولكنها مستقلة عن بعضها بصورة جوهرية .

ويرى العلماء الآن أن الكائن الحى فرد تسرى فيه حياة عامة ، وأن الخلايا ليست وحدات يبنى منها هذا الكائن ولكنها أجزاء ينقسم إليها هذا الكائن لتضمن توزيع العمل فى عمليات الحياة المعقدة . وبذلك يظل لفظ الخلية اصطلاحا وصفيا نافعا ليدل على أنها " كتلة من البروتوبلازم محاطة بغشاء رقيق وتحتوى على نواة أو أكثر فى أحد أطوار تكوينها على الأقل " .

ولقد كان للنظرية الخلوية فضل كبير فى دفع العلماء إلى مواصلة بحوثهم فتوصلوا إلى اكتشاف انقسام الخية غير الميتوزى (amitosis) أو المباشر (رماك "Remak" ، ١٨٤١) والانقسام الميتوزى (mitosis) أو غير المباشر (شنيهدر "Schneider" ، ستر سبرجر "Strasburger" ، فلمنج "Flemming") ، كما أمكنهم رؤية دخول الحيوان المنوى فى بويضة الضفدعة والذى وصفه نيوبورت (Newport) لأول مرة فى عام ١٨٥٤ ، وتلاه هيرتويج (Hertwig) الذى أوضح فى عام ١٨٧٥ Bن نواة الحيوان المنوى تندمج مع نواة البويضة وبذلك استطاع العلماء تفهم قوانين الوراثة .

هذا ، وقد حدث تقدم واسع المدى فى فهم مادة السيتوبلازم وتراكيبها ، وقد اكتشف التمان (Altmann) الميتوكوندريا (mitochondria) فى عام ١٨٩٠ ، كما اكتشف كاميللو جولجى (Camillo Golgi) فى عام ١٨٩٨ الشبكة الداخلية التى عرفت فيما بعد باسم جهاز جولجى (Golgi apparatus) . وقد أدت تلك الاكتشافات إلى معلومات قيمة فى فهم الخلية . والواقع أن كلا من الميتوكوندريا وجهار جولجى تركيبان أساسيان فى جميع خلايا أفراد المملكة الحيوانية .

ومما تجدر الإشارة إليه أن التحسن الذى طرأ على وسائل الفحص والتوضيح للتراكيب الخلوية واستخدام الصبغات الحيوية كان له فضل كبير فى فتح آفاق جديدة واسعة فى بحوث الخلية .

والواقع أن ما تحقق فى هذا المجال كثير جدا ولا مكان لذكره هنا ، ومع هذا فإننا سنتناول فـى الأبـواب التالية كثيـرا مـن الإنجـازات الهامـة فى علم الخلية (**سيتولوجى** "Cytology") .

ولم تشهد الفترة الحديثة تقدما فقط فى التقنيات الخلوية ولكنها شهدت وسائل أخرى أكثر تقدما وتطورا مثل **ميكروسكوب التباين** (Phase contrast microscope) **والميكروسكوب الإلكترونى** (electron microscope) واستخدام **الضوء المستقطب** (Polarized light) وجهاز الطرد المركزى العالى (Ultra-centriguge) وأجهزة **التشريح الخلوية** (microdissection apparatus) والاستفادة **بالأشعة السينية** (X-ray) **والأشعة فوق البنفسجية** (Ultra-violet light) مع استخدام العديد من المواد الكيماوية . وبذلك انفتح مجال خصب جديد للدراسات العلمية يختص بالخلية من نواحيها المختلفة .

العلاقة بين علم الخلية وفروع العلم البيولوجية الأخرى

Relations between cytology and other branches of biology

توضح جميع الدراسات الحديثة وجود علاقة وثيقة بين علم الخلية وفروع العلوم البيولوجية الأخرى ، فعلى سبيل المثال ، فإن علم الخلية قوى الارتباط بعلم الوراثة (genetics) الذى يختص أساسا بدراسة العوامل الوراثية المحمولة على الكروموسومات ، وهى إحدي المكونات الرئيسية للنواة . ولذا نشأ عن علمى الوراثة والسيتولوجيا فرع جديد تحت اسم **الوراثة السيتولوجية** (Cytogenetics) .

كذلك توجد علاقة قوية بين علم الخلية **والتصنيف** (taxonomy) الذى أصبح يعتمد فى الآونة الأخيرة على عدد الكروموسومات وتباينها فى الأنواع المختلفة . وقد أفاد ذلك كثيرا فى تقدم علم **التطور** (evolution) . وعلم الخلية قوى الارتباط أيضا بعلم **الأجنة** (embryology) **ووظائف الأعضاء** (physiology) **والبيئة** (ecology) . ولا يقف الأمر عند هذا الحد بل إنه ما دام المرض يعرف على انه خلل فى الوظائف الحيوية للخلية ، لهذا يتضح جليا أن علم الخلية وثيق الصلة بالمرض والظواهر المرضية . ويكتفى هنا بالاشارة إلى أن دراسات الخلية أصبحت تتضمن نمو الخلايا السرطانية وكذلك تأثيرات البكتريا والفيروسات على الخلايا . ويبدو أن علم الخلية ، كما نادى بذلك **شارب** (Sharp)

" هو مفتاح العلوم البيولوجية حيث أن أى شئ يقوم به الكائن الحى مرده فى النهاية إلى نشاط معين فى البروتوبلازم . ويعنى ذلك أن جميع المناشط البيولوجية يوجد بها عنصر سيتولوجى . فعلم الخلية إذاً جزء مكمل أو أساسى فى العلوم البيولوجية وسيعتمد تقدم العلم فى المستقبل على كيفية المحافظة على هذا التكامل " .

وعندما يتم الحصول على فهم أكثر للمكونات الخلوية والدور الذى تقوم به فى الأنشطة الخلوية سيدخل علم الخلية مرحلة جديدة هامة وهى مرحلة سيتمكن فيها العلماء - عن طريق علم الخلية - من حل الكثير من المشكلات الطبية والزراعية بل والبيولوجية بأكملها .

الفصل الثانى

الأجهزة والطرق المستخدمة فى دراسات الخلية

Instruments and Methods in The Field of Cell Biology.

أضاف الربع الأخير من القرن التاسع عشر إلى القرن العشرين الكثير من الاكتشافات الأساسية والنظريات الهامة .ويعتبر القرن الحالى محظوظا لما صاحبه من اكتشاف الكثير من الأجهزة العلمية الدقيقة والمتقدمة ووسائل التقنية الحديثة والمتطورة ، وبذلك أصبحت وسائل فحص التراكيب الدقيقة للخلايا والأنسجة تتم بواسطة أنواع مختلفة من الميكروسكوبات صممت بحيث تعمل على زيادة القوة التحليلية للميكروسكوب وكذلك زيادة الفروق بين معدلات الإنكسار الضوئى للتراكيب الخلوية وبذلك يسهل مشاهدتها والتفريق بينها .

الميكروسكوب الضوئى "Light microscopy"

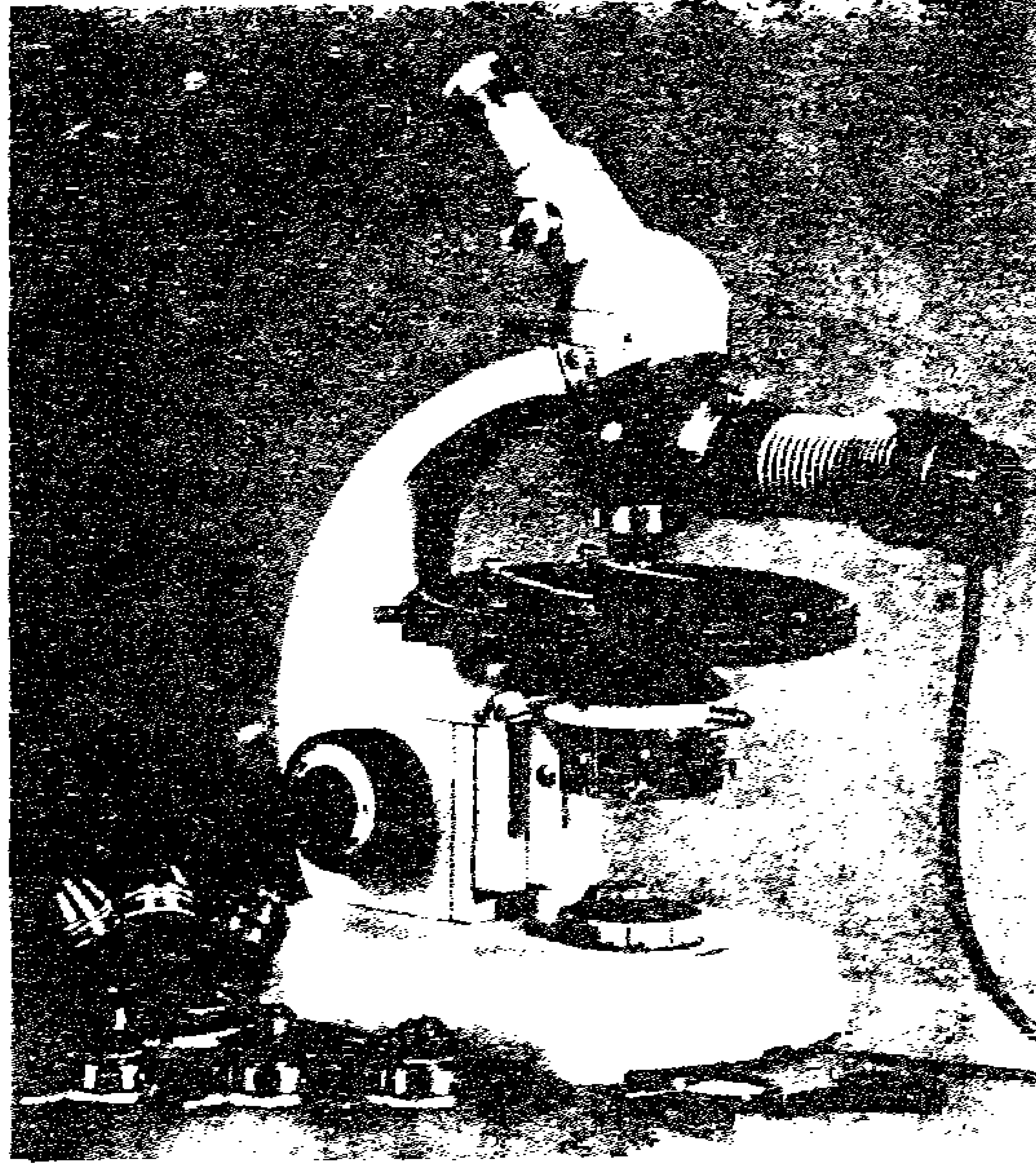
تتدرج الميكروسكوبات الضوئية من الأنواع بسيطة التركيب إلى الأنواع المعقدة . وتعتمد هذه الميكروسكوبات بصورة أساسية ، على استخدام العدسات الزجاجية والضوء المرئى . وتستخدم تلك الميكروسكوبات على نطاق واسع بواسطة الطلاب وفى المعامل البيولوجية (شكل ٢ ، ٦).

ميكروسكوب التباين "Phase contrast microscopy "

يستخدم ميكروسكوب التباين بصورة أساسية لدراسة الخلايا الحية غير المثبتة . وهو يعمل على زيادة الفروق بين معدلات الإنكسار الضوئى للتراكيب الخلوية المختلفة (شكل٣ ، ٤ ، ٥ ، ٧) ، وبذلك يمكن مشاهدتها والتفريق بينها بسهولة . ويستخدم هذا المجهر فى فحص الخلايا الحية التى لم تتعرض لتأثير أية عمليات مثل التثبيت والتجفيف (انتزاع الماء) والصباغة التى كثيرا ما تؤدى إلى ظهور تغيرات مورفولوجية وكيميائية فى أجزاء الخلية . كما يستخدم لدراسة تأثير بعض العوامل الكيمائية والفيزيقية المختلفة وكذلك للكشف عن التراكيب أو الصور غير الحقيقية التى قد تظهر نتيجة للتثبيت والصباغة .

ميكروسكوب التداخل "Interference microscopy "

بنيت فكرة كل من ميكروسكوب التباين وميكروسكوب التداخل على أساس أنه على الرغم من أن التراكيب البيولوجية بالغة الشفافية بالنسبة للضوء المرئى إلا أنها تحدث تغيرات تباينية فى الإشعاعات النافذة (شكل ٨ ، ٨ أ).



(شكل ٨ أ) ميكروسكوب التداخل Interferance Microscope

ويمكن متابعة هذه التغيرات التباينية فى معامل الإنكسار وكذلك فى سمك الأجزاء المختلفة . ويمكن بواسطة ميكروسكوب التداخل تحديد الاختلاف الضوئى التباينى بالنسبة لجميع الأجزاء الخلوية وبذلك يمكن معرفة أوزانها الجافة . بالإضافة إلى ذلك فإنه من الممكن متابعة التغيرات الطفيفة والكبيرة فى معامل الانكسار . وعلى ذلك فإن لميكروسكوب التداخل ميزة أساسية وهى إعطاء تحاليل كمية للخلايا الحية وتأثير المواد الكيماوية والعوامل الأخرى عليها .

ميكروسكوب الأشعة فوق البنفسجية "Ultraviolet microscopy"

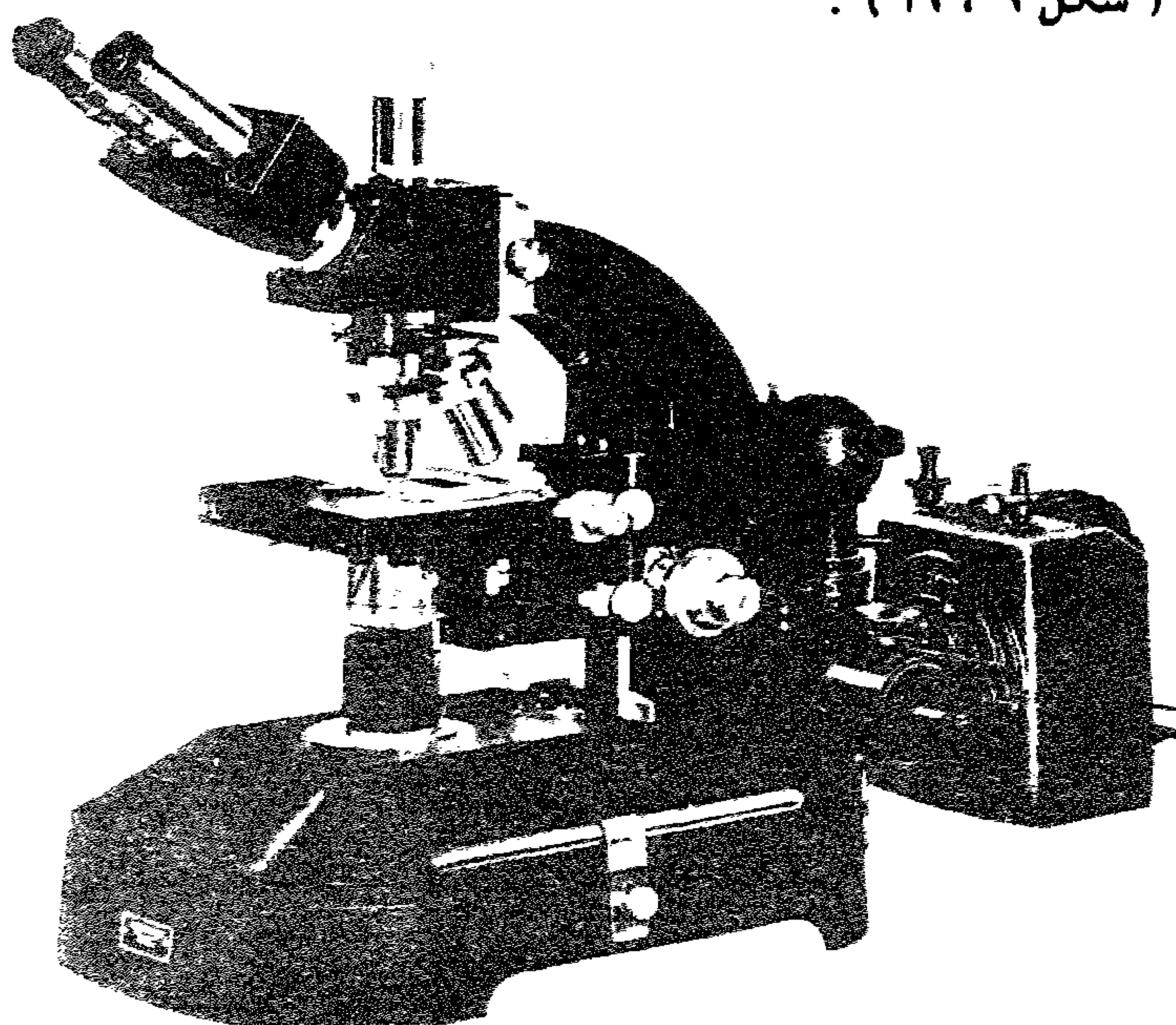
تقع منطقة الضوء المرئى فى الطيف بين ٦٥٠٠ انجستروم (الأحمر) ، ٤٥٠٠ انجستروم (البنفسجى). أما الموجات الضوئية الأقصر من ٤٠٠٠ انجستروم فيطلق عليها فوق البنفسجية (Ultraiolet) . وفى هذه المنطقة تمتص بعض مكونات الخلية ، مثل الأحماض النووية ، موجات ذات أطوال معينة ؛ وعلى ذلك

يســـتخدم هذا النــوع مـــن الميكروســـكوبات لقيـــاس محتويـــات الخلية من الأحماض النووية (شكل ٨ ب)هذا وقد تم الاستفادة من هذا الميكروسكوب فى تصميم جهاز جديد يسمى جهاز " **القياس الضوئى الخلوى** " - سيتوفوتوميتر (Cytophotometer) .(شكل ١٢) مزود بشاشة معينة ويمكن بواسطة تحديد كمية المحتويات الكيميائية (خاصة الاحماض النووية) داخل الخلية .

ميكروسكوب **الاستقطاب الضوئى** (Polarization microscope) هذا الميكروسكوب يعطى صورا (شكل ١١)

الميكروسكوب الفلورى (أو الفلوريسنتى) "Fluorescent microscope"

لبعض المواد الكيمائية خاصية معينة وهى أنه عند إشعاعها بواسطة الأشعة فوق البنفسجية فإنها تمتص هذا الإشعاع وتصدر ضوءا مرئيا ، ولذلك نجد فى الخلايا الحية أن المحتويات الخلوية التى تمتص هذه المواد الكيميائية يمكن مشاهدتها وهى (تضوى) بطريقة معينة أو يصدر عنها هذا الضـــوء الفلورى عنـد إضـاءتها بواسـطة الأشعة فوق البنفسـجية . وتتميـز هـــذه الطريقـــة بدقتها البالـــغة وتستـخدم بصـورة خاصة لتوضيح كيفيـــة دخول الجزئيـــات إلى الخلايـــا أو ادمصـــاصها على أسطحها (شكل ٩ ، ٩أ) .



(شكل ٩ أ) ميكروسكوب الفلورسنتى Fluorescent Microscope

ميكروسكوب الإعتام "Dark field microscopy"

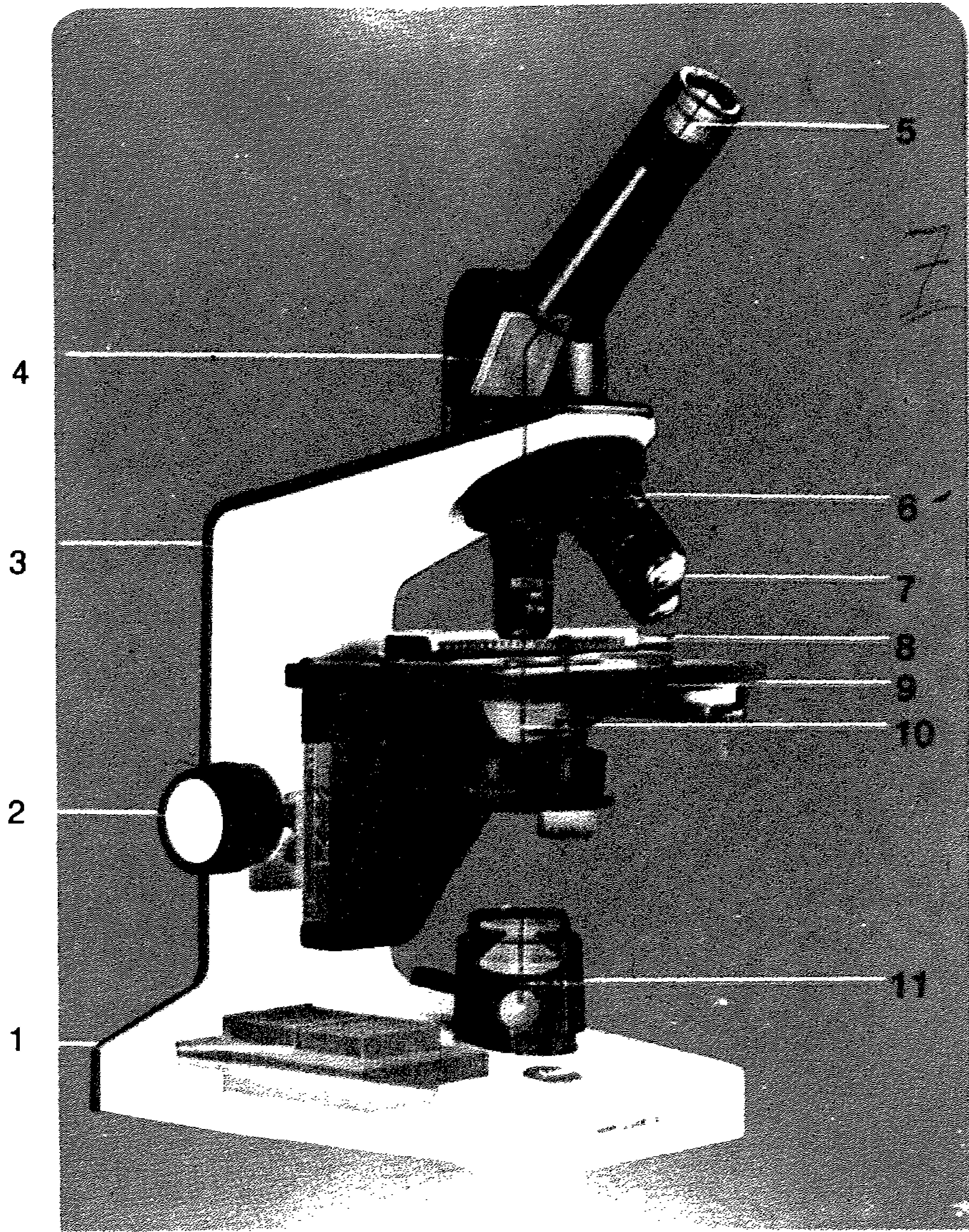
يستخدم هذا الميكروسكوب (شكل ١٠ ، ١٠ أ) لدراسة الخلايا الحية . وتعتمد النظرية التى بنى عليها على أن الضوء ينتشر عند حواف الجسيمات الصغيرة التى يكون لها معاملات انكسار ضوئية مختلفة . وهذا الميكروسكوب مزود بمكثف معين يعمل على إضاءة الجسم المراد فحصه بطريقة مائلة وبذلك لا يدخل الضوء المباشر إلى العدسة الشيئية . ونتيجة لذلك تبدو الأجسام الخلوية لامعة نتيجة للتشتت الضوئى عند حوافها ، بينما تكون الأرضية المحيطة بها معتمة وهو يستخدم على نطاق واسع فى فحص الدياتومات والراديولاريا (المشعات) والتراكيب المدببة .

الميكروسكوب الإلكترونى النفاذ "Transmission electron microscopy"

يستعمل الميكروسكوب الالكترونى TEM (شكل ١٣ ، ١٤ ، ١٦ ، ١٥) لدراسة التركيب الدقيق للمكونات الخلوية ، فالمعروف ان قوة التكبير فى الميكروسنكوب العادى تعتمد على الشيئية والعينية ، ويمكن الحصول على قوة تكبير ما بين ٥٠٠ ، ١٥٠٠ وذلك تبعا لقوة كل من العدستين المستخدمتين أما بالنسبة للميكروسكوب الإلكترونى ، حيث تستخدم حزمة من الإلكترونات ذات السرعة الفائقة والتى تتحكم فيها عدسات كهرومغناطيسية ، فإنه يمكن أن يصل إلى درجة عالية من تحليل الأشياء ، وقد تصل قوة التحليل هذه إلى ٥ انجستروم (شكل ١٥) .

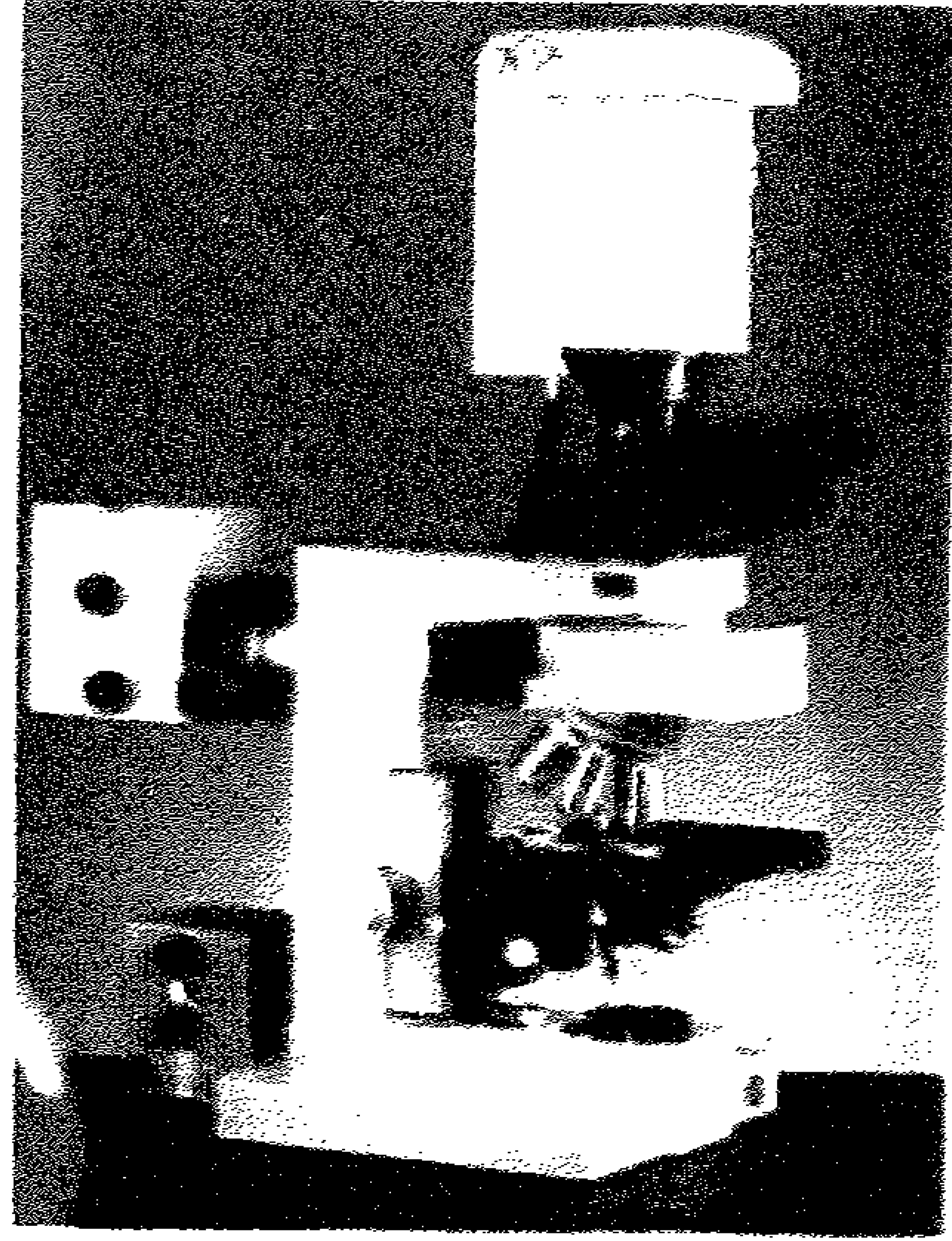
وقد بات من الميسور الحصول على قوة تكبير فى الميكروسكوباتالالكترونية الحديثة تصل الى حوالى ١٦٠٫٠٠٠ مرة . ويمكن تكبير الصور الفوتوغرافية ، التى يتم الحصول عليها ، الى حوالى ١٫٠٠٠٫٠٠٠ مرة أو أكثر . وبذلك تمكن العلماء بواسطة الميكروسكوب الالكترونى من رؤية أشياء فى الخلية لم تكن معروفة من قبل ، كما أمكنهم معرفة التفاصيل الدقيقة للتراكيب الخلوية الاخرى . وقد تم أخيرا تصميم ميكروسكوب جديد يصل مداه فى التكبير اكثر من ذلك ويعمل على توضيح الذرات والجزيئات فى التراكيب الخلوية .

ويتكون الميكروسكوب الالكترونى بصورة أساسية من حجرة تفريغ ، والعمود الالكترونى للميكروسكوب الذى يوجد فيه المصدر الالكترونى (القذيفة الالكترونية) التى تولد حزمة من الالكترونات ، وجهاز ضوئى يوضح صورة الأجسام على شاشة فلورية او لوحة تصوير بالغة الحساسية .

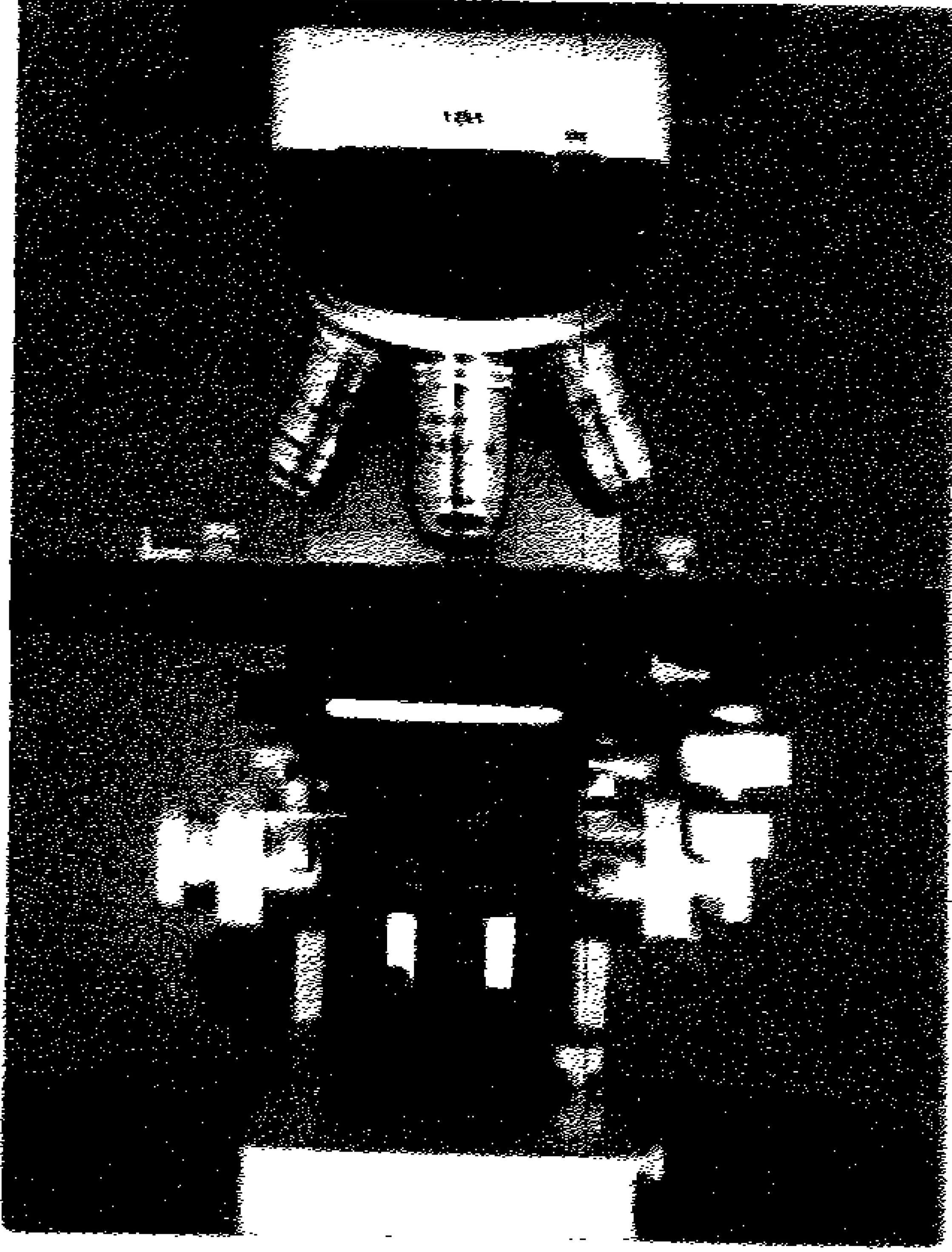


(شكل ٢)   الميكروسكوب الضوئى المعتاد

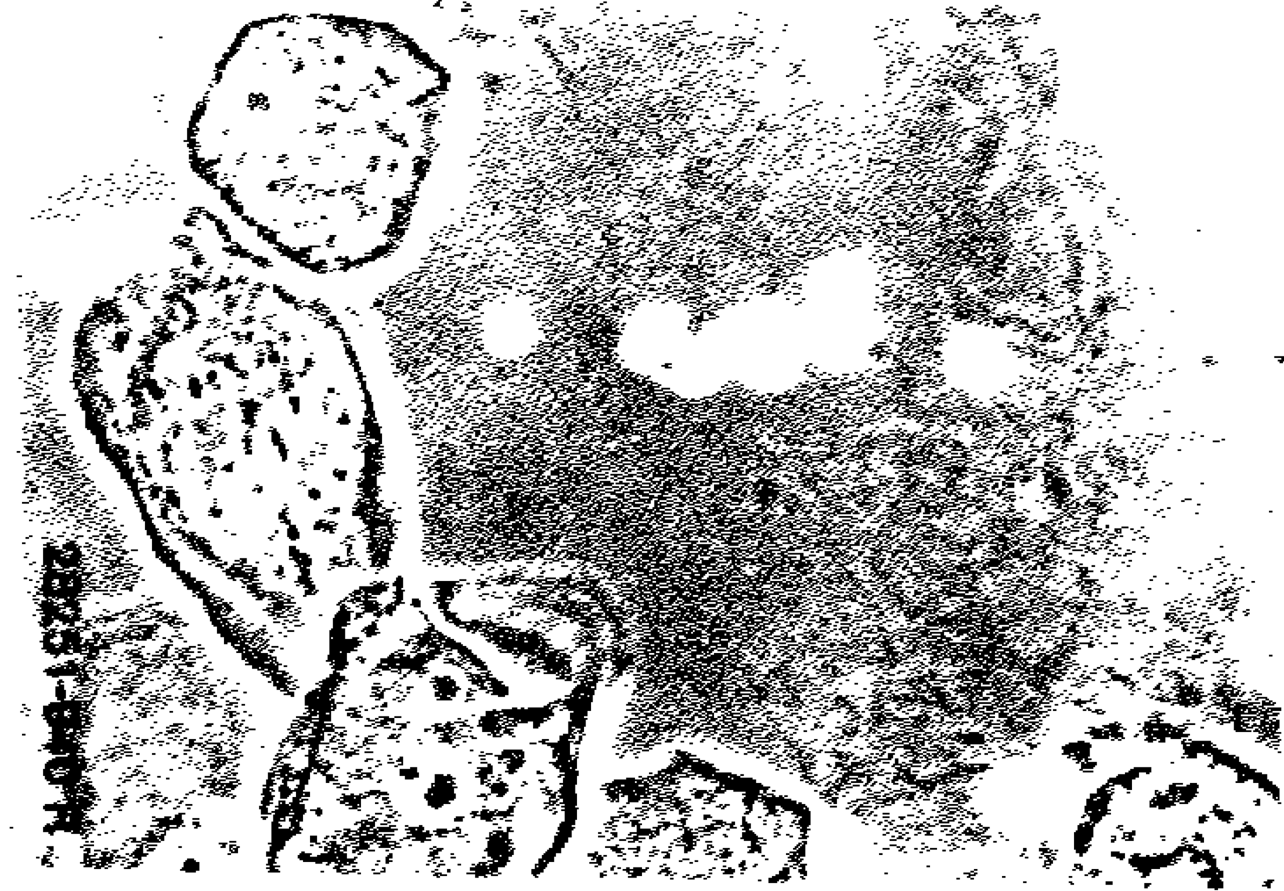
١ – القاعدة	٢ – مسمار الضبط	٣ – الذراع	٤ – انبوبة الميكروسكوب
٥ – عدسة عينية	٦ – القطعة الانفية	٧ – عدسة شيئية	٨ – مسمار التثبيت
٩ – المنصة	١٠ الحاجز الضوئى	١١ – مصدر الاضاءة	



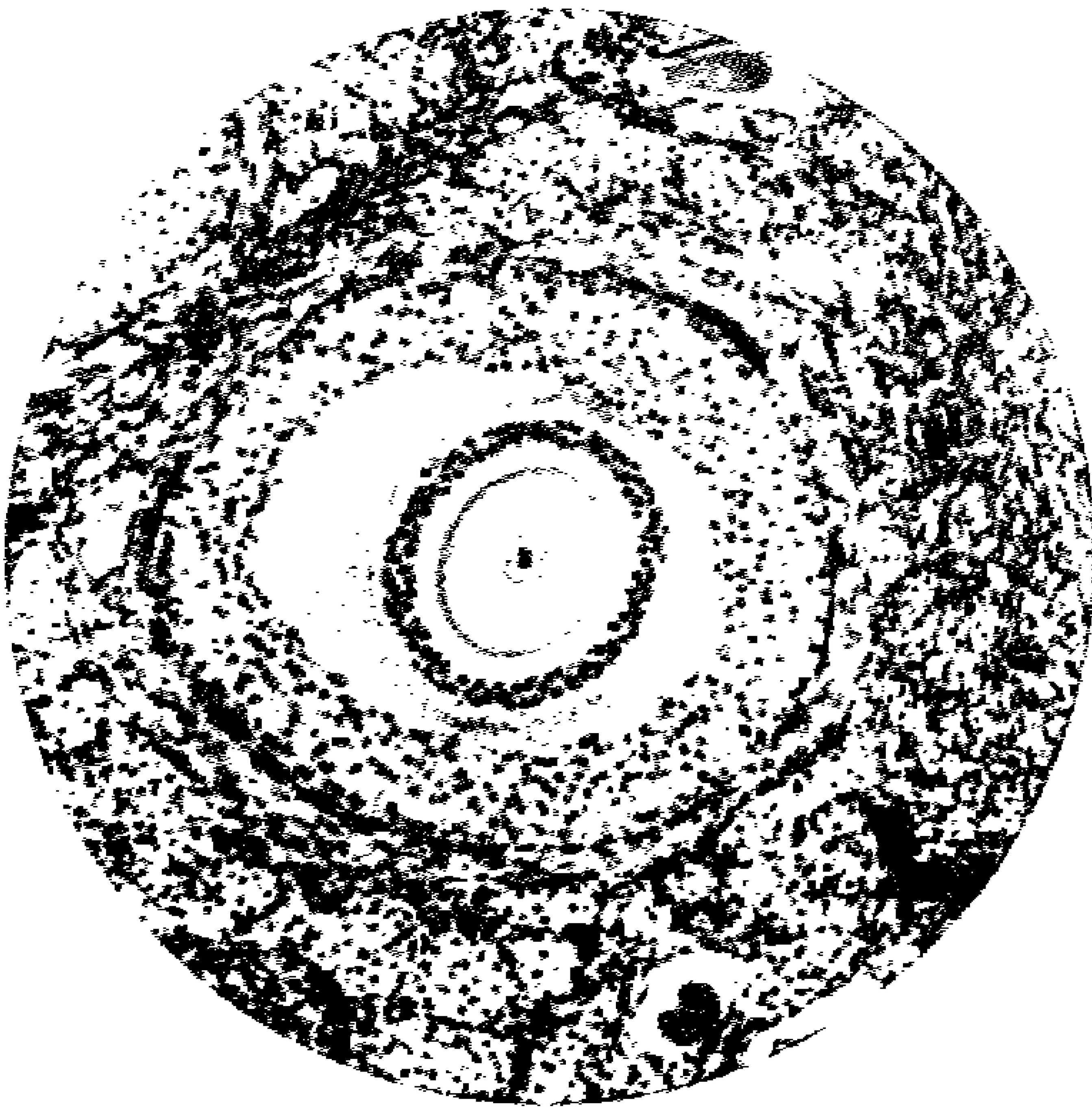
(شكل ٤) ميكروسكوب التضاد (التباين)
(بحالته الكاملة)



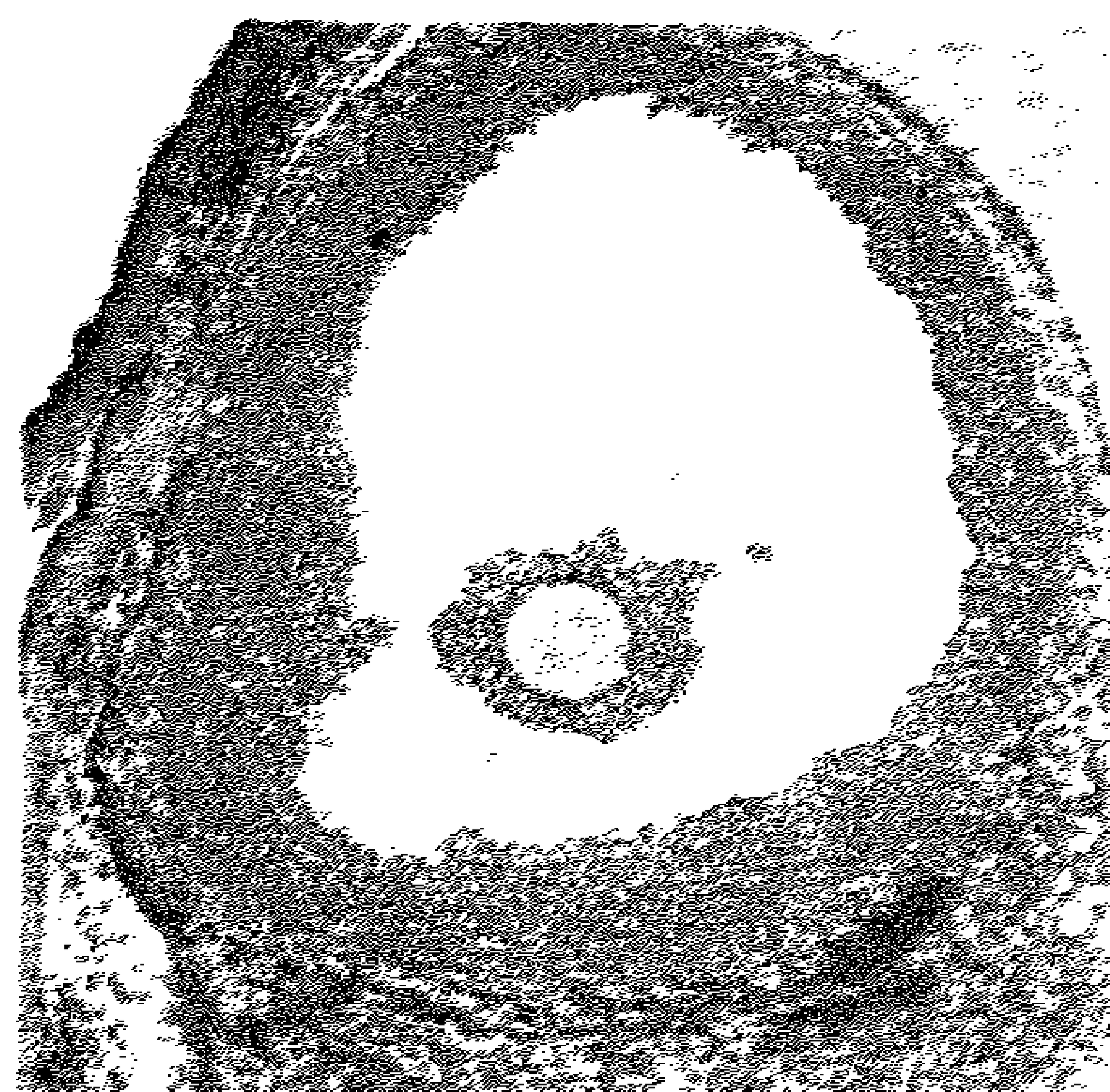
الجزء الاساسى لميكروسكوب التضاد او التباين



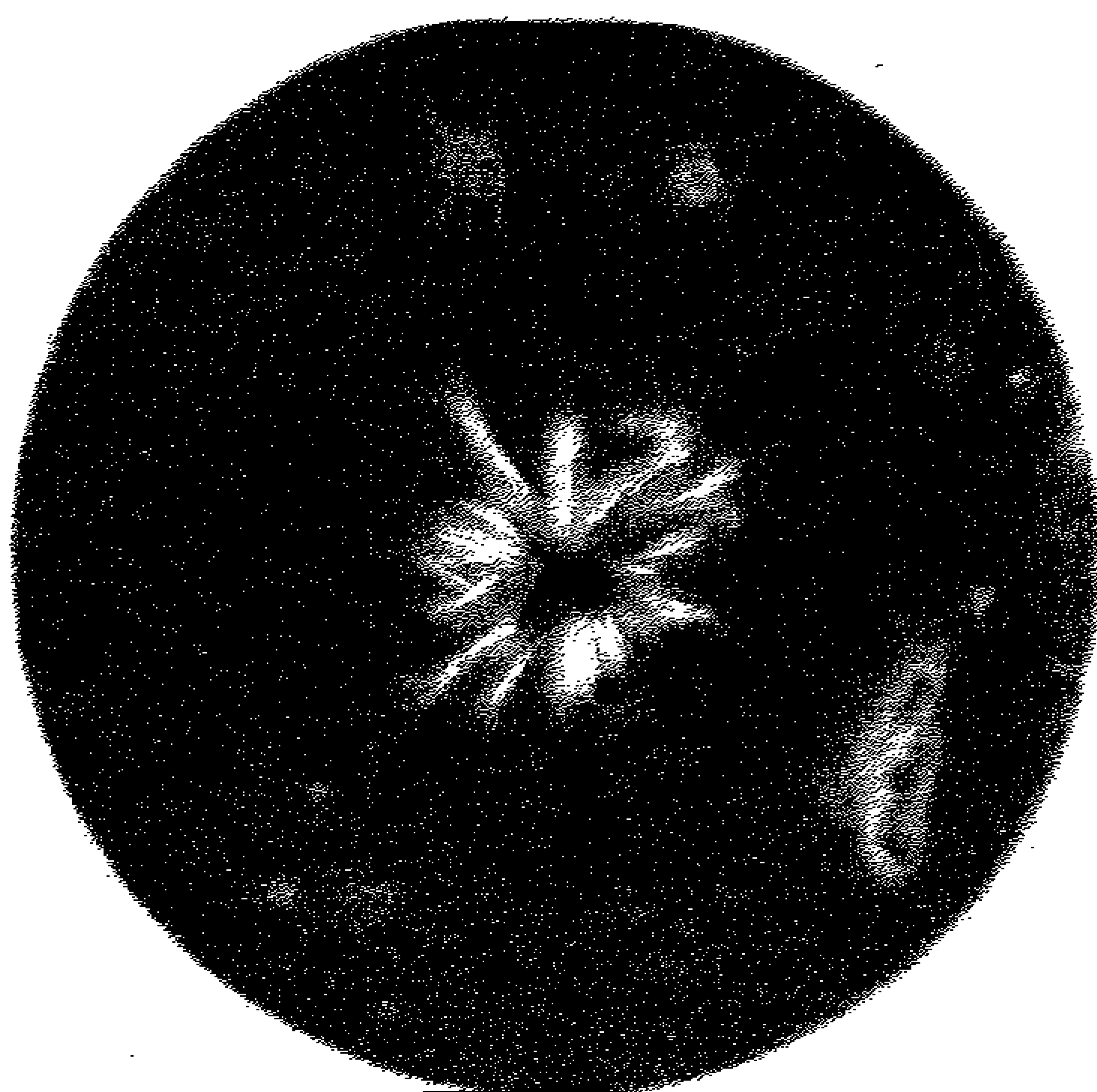
(شكل ٥)
خلية حية كما تظهر بميكروسكوب التضاد



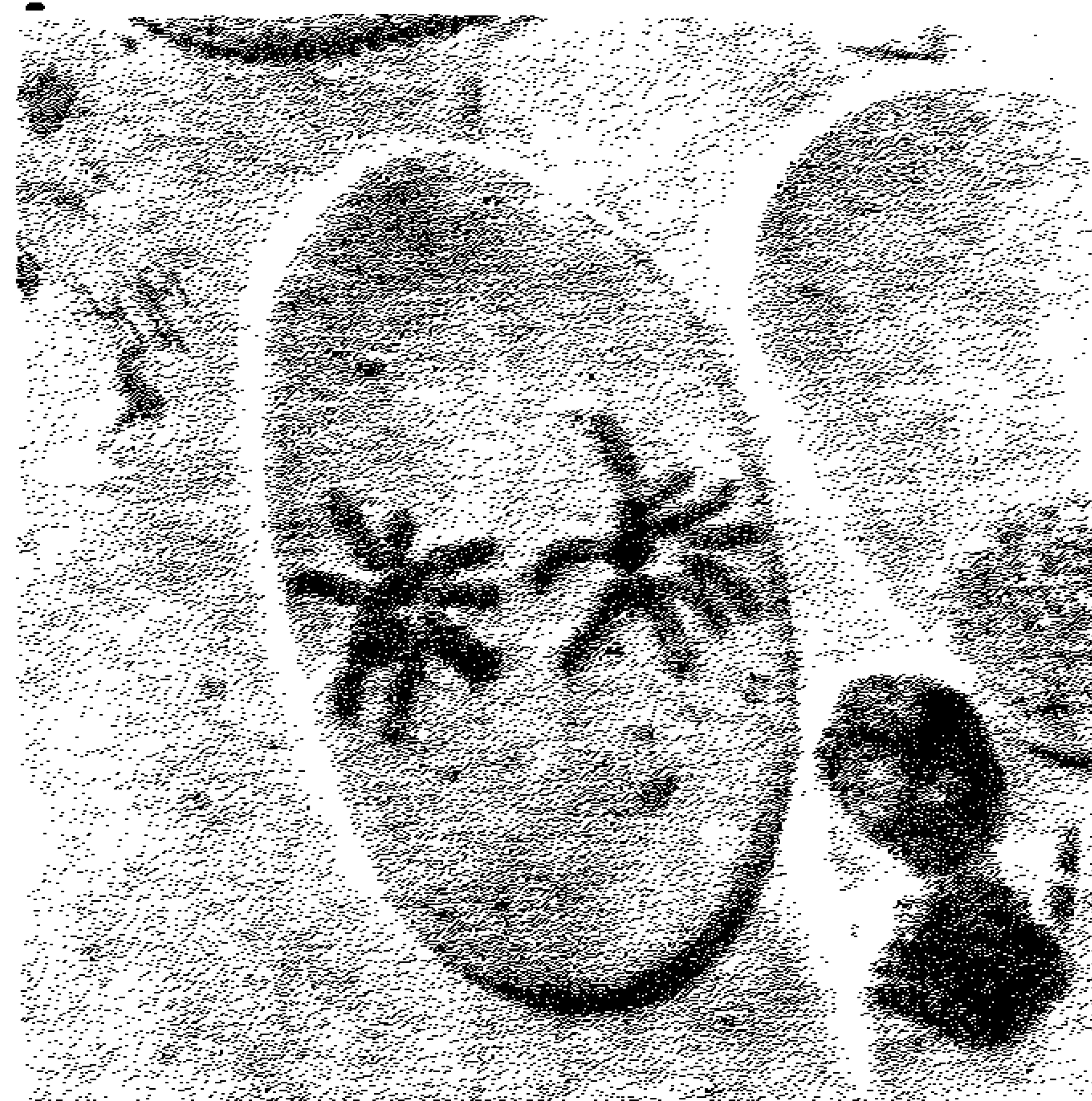
(شكل ٦)
حوصلة جراف (فى المبيض)
بميكروسكوب التضاد او التباين



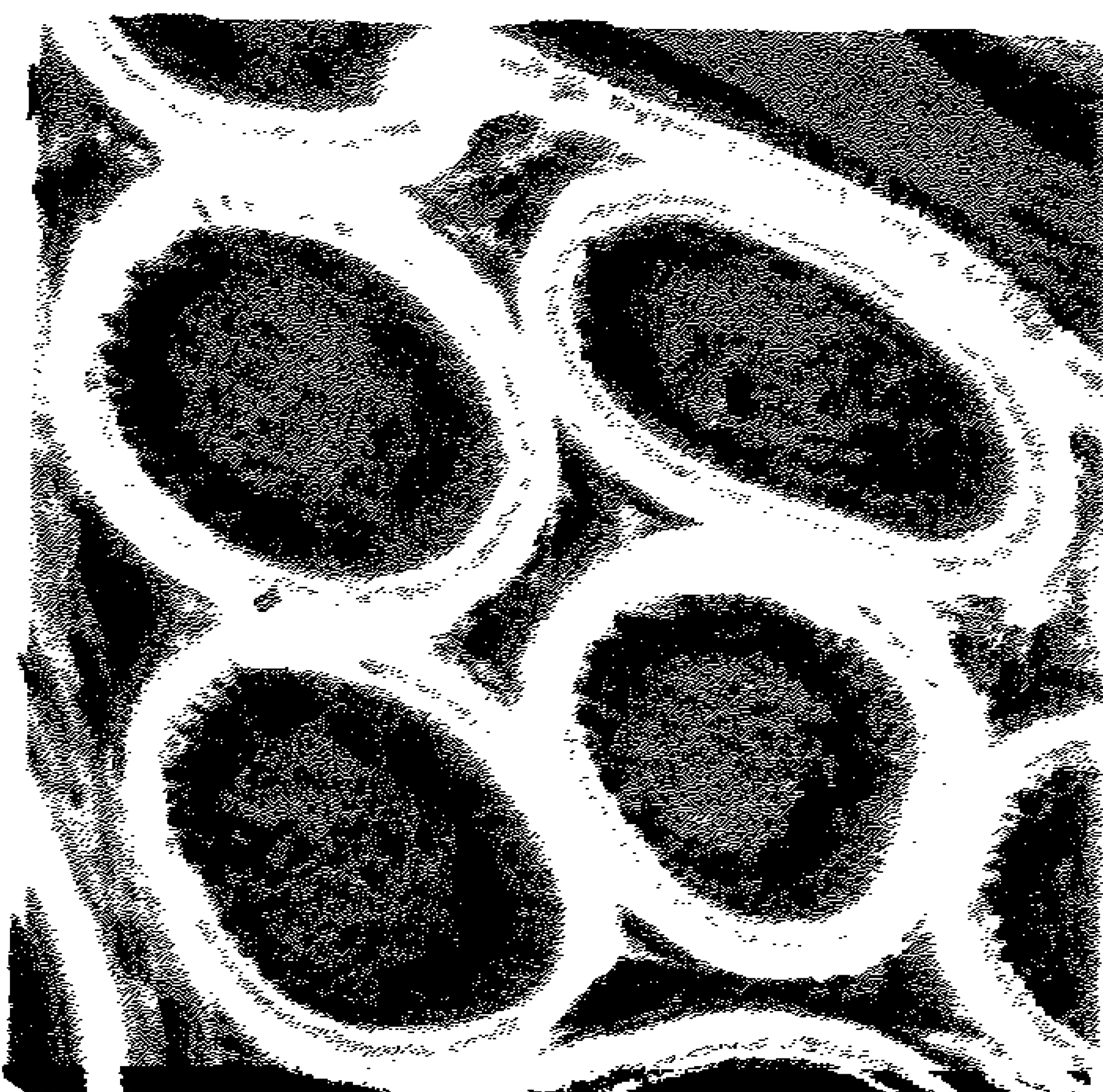
(شكل ٣) حوصلة جراف (فى المبيض)
بالميكروسكوب الضوئى المعتاد



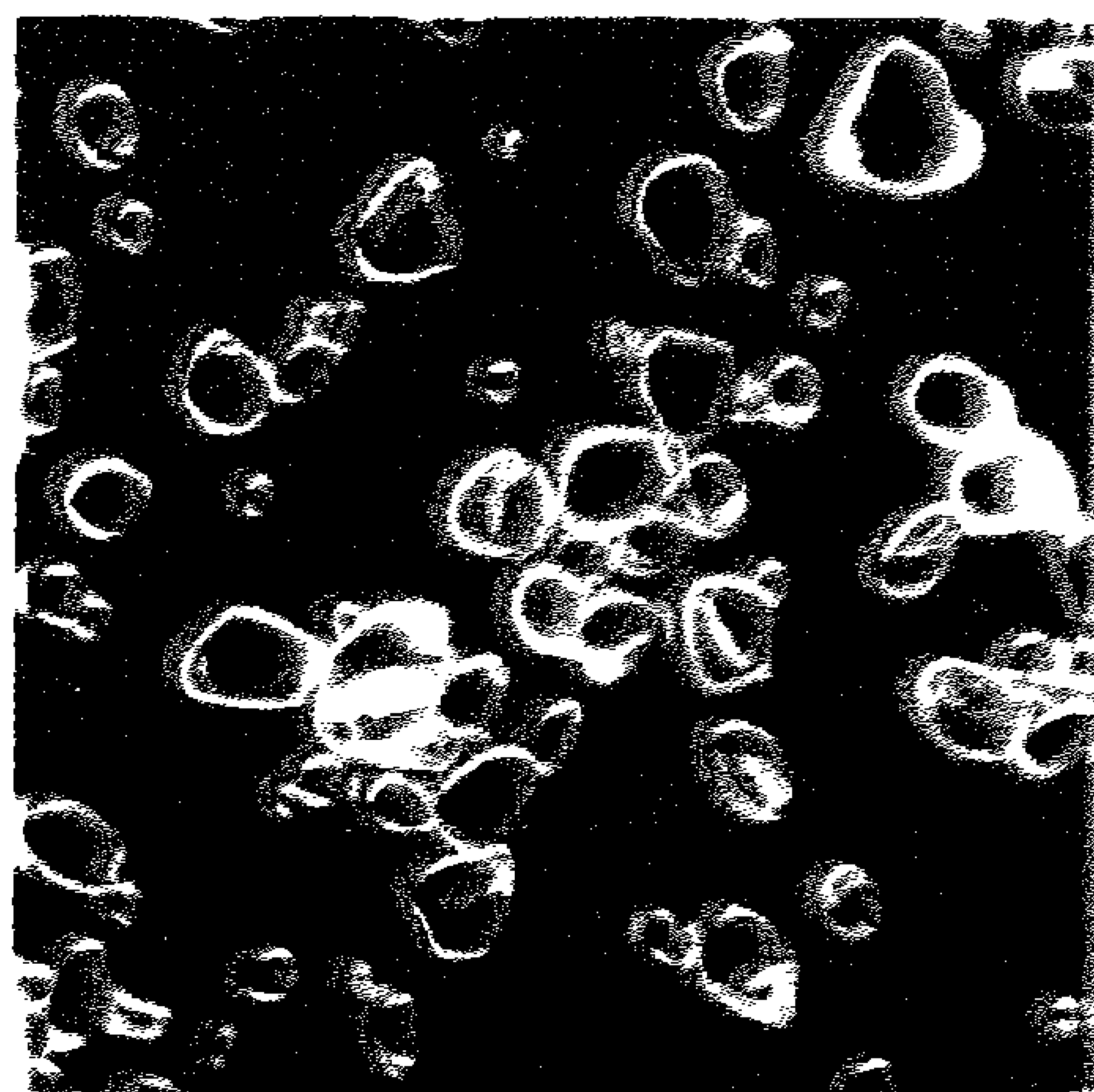
(شكل ٧) إحدى رواسب أو حصوات الكلية
بميكروسكوب التضاد أو التباين



(شكل ٨)
مرحلة انقسام بميكروسكوب التداخل



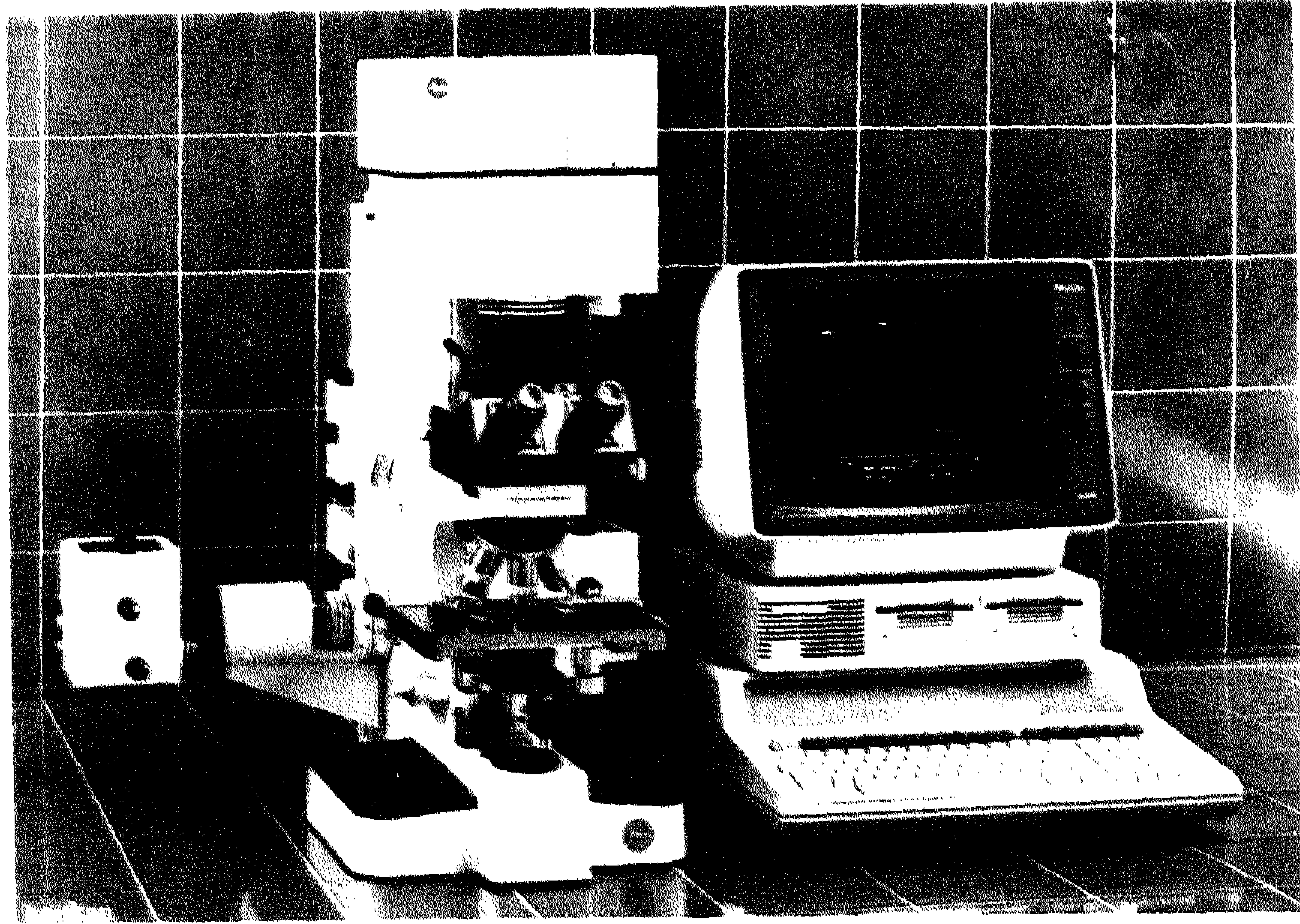
(شكل ٩) الحوصلات المنوية فى الخصية
بالميكروسكوب الفلوروسنتى



(شكل ١٠)
بعض أنواع البكتيريا بالميكروسكوب الاظلامى

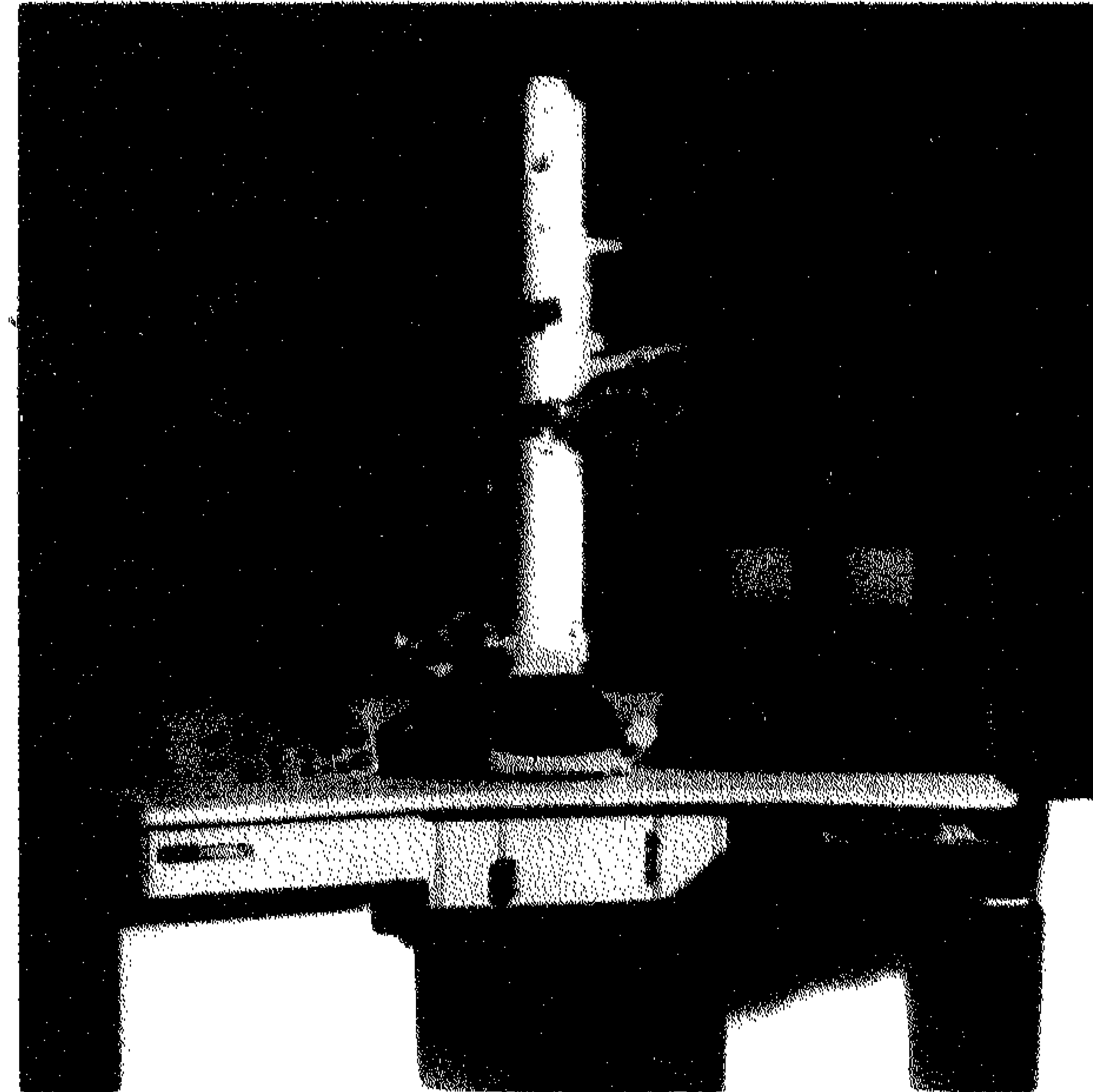


(شكل ١١)
بلورات متنوعة بميكروسكوب الاستقطاب

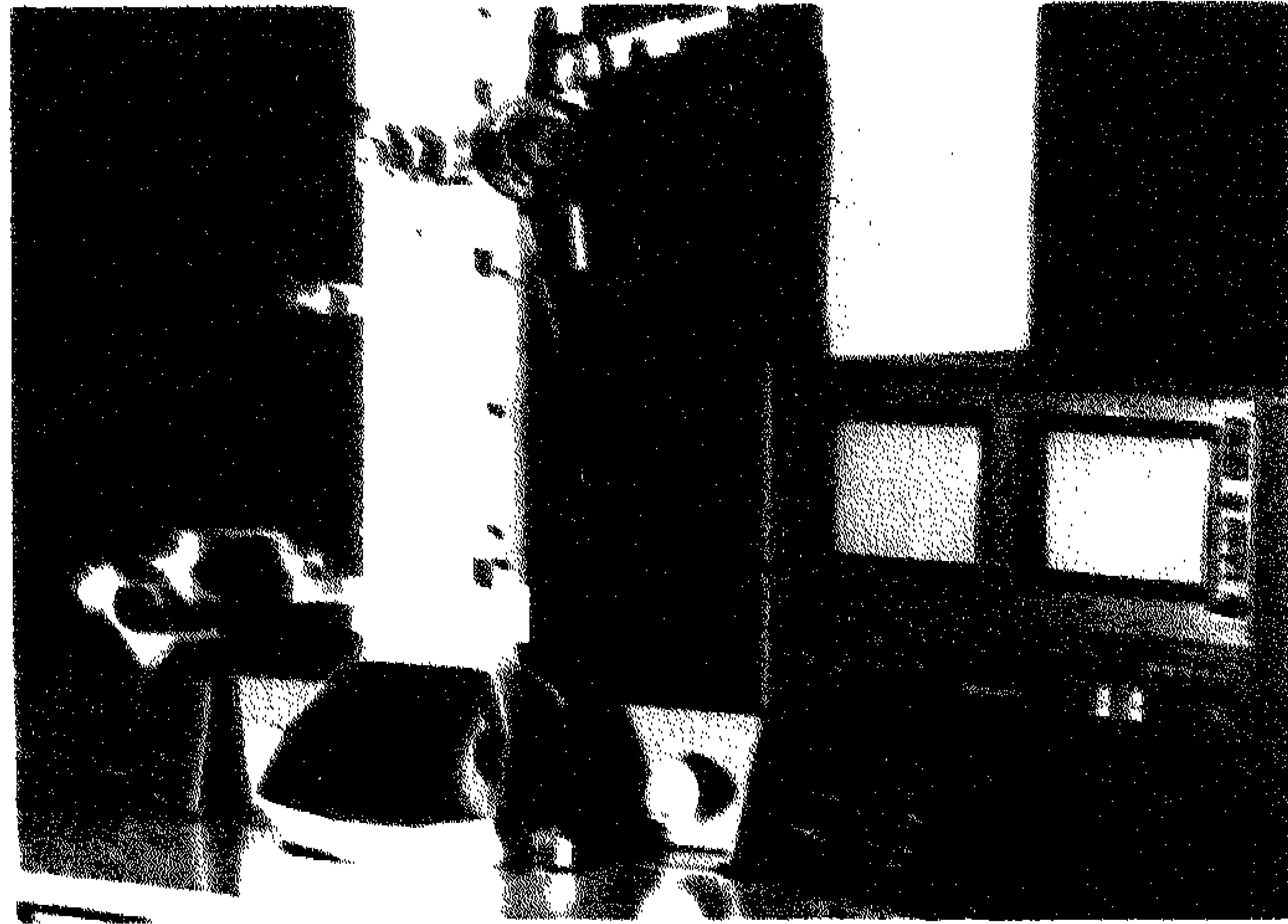


(شكل ١٢)

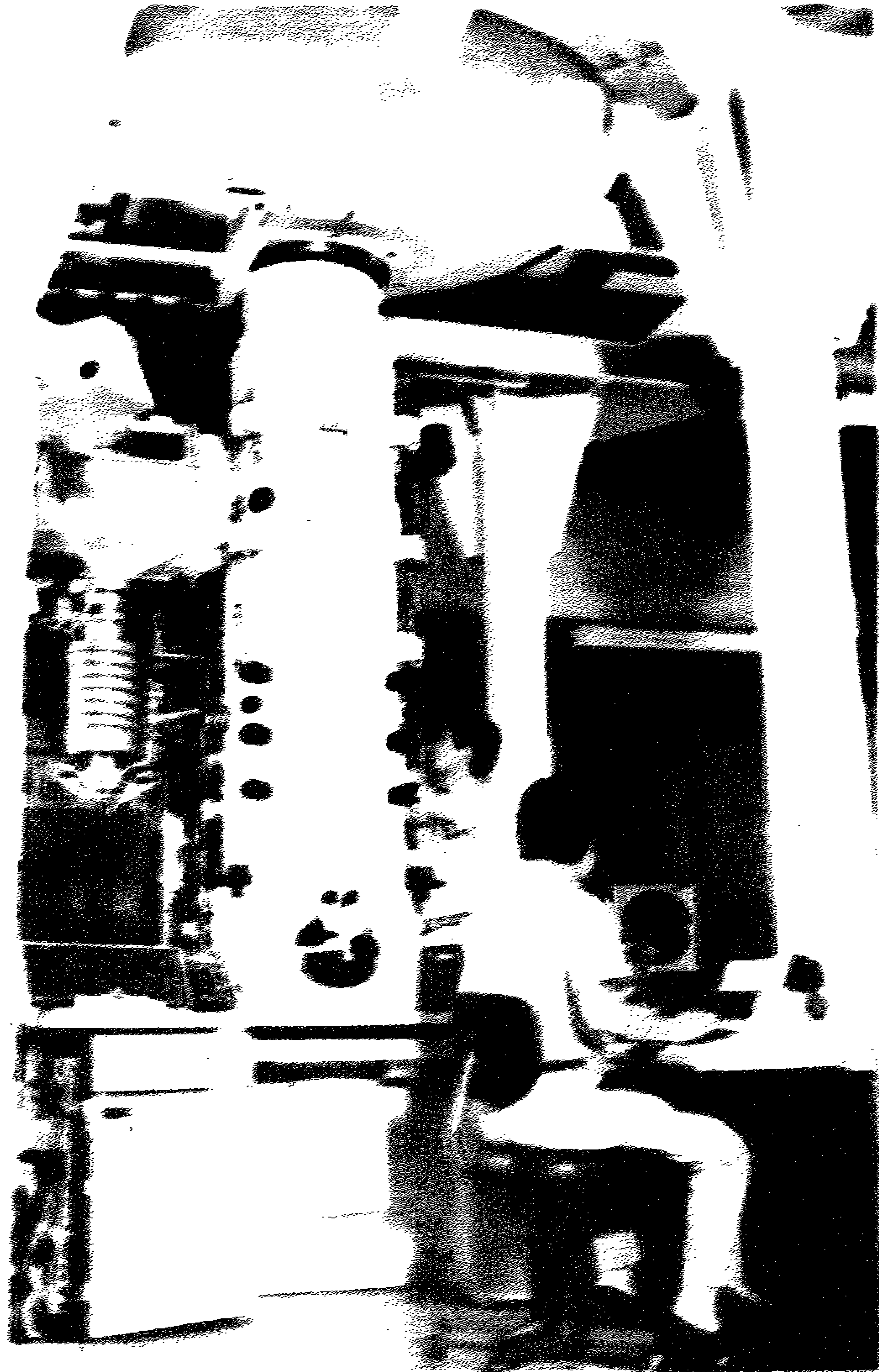
جهاز القياس الضوئى الخلوى (سيتوموتوميتر) (للدراسات السيتوكيميائية الكمية)



(شكل ١٣)
ميكروسكوب اليكترونى

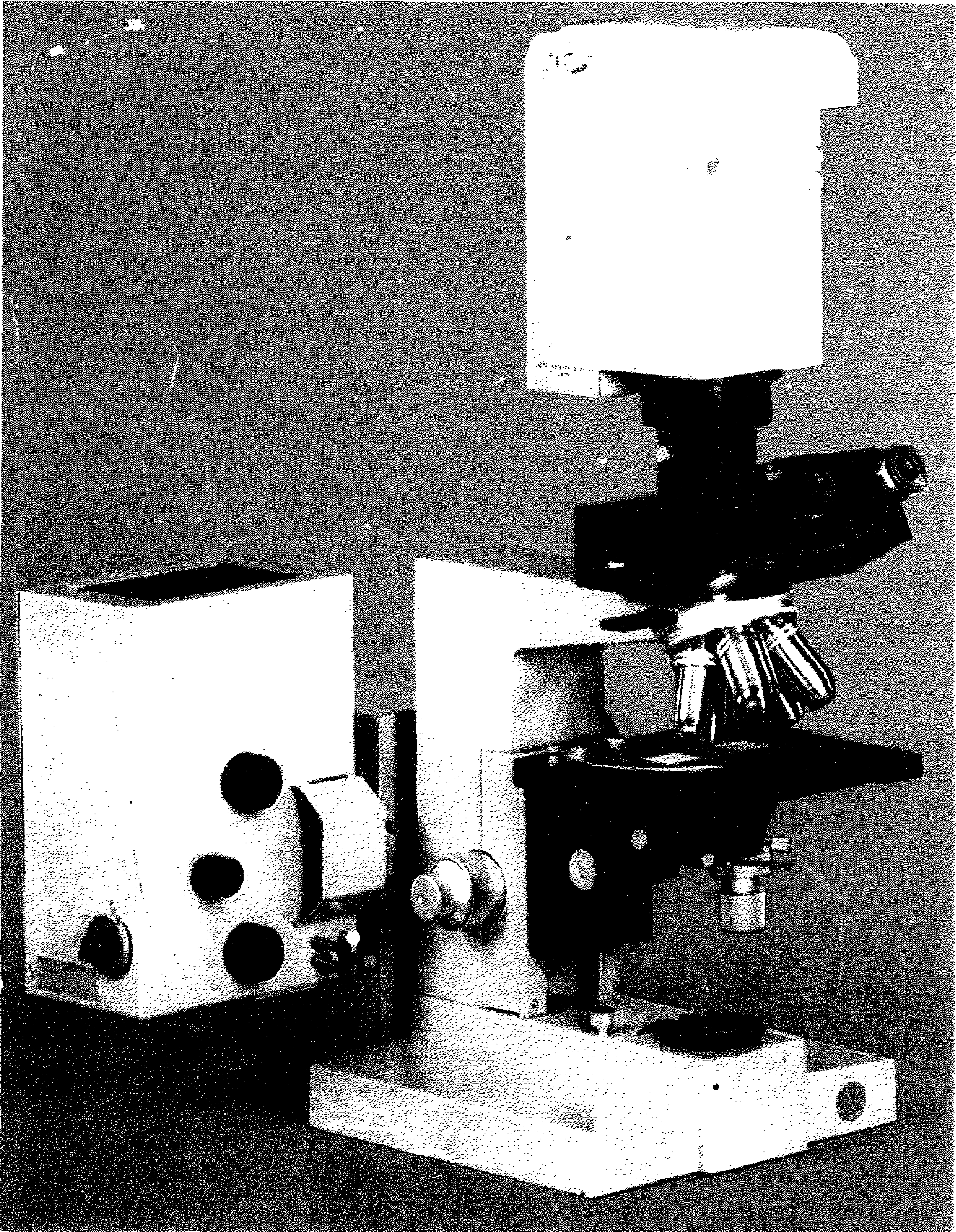


(شكل ١٤)
جزء مكبر من قاعدة ميكروسكوب اليكترونى



(شكل ١٦)

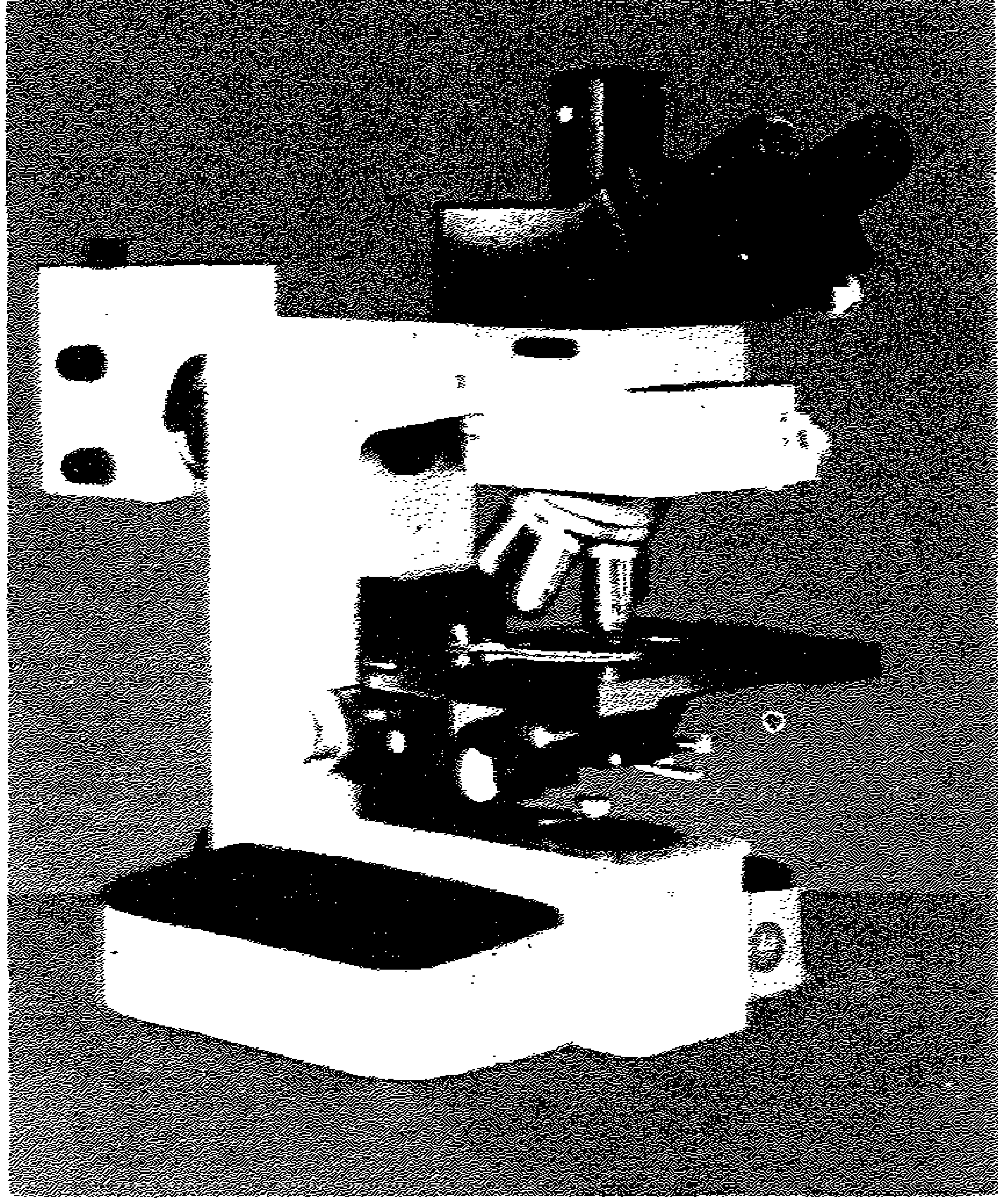
أحدث الميكروسكوبات الالكترونية (هيتاشى ١٩٨٨)



(شكل ٨ ب)

ميكروسكوب الاشعة فوق البنفسجية

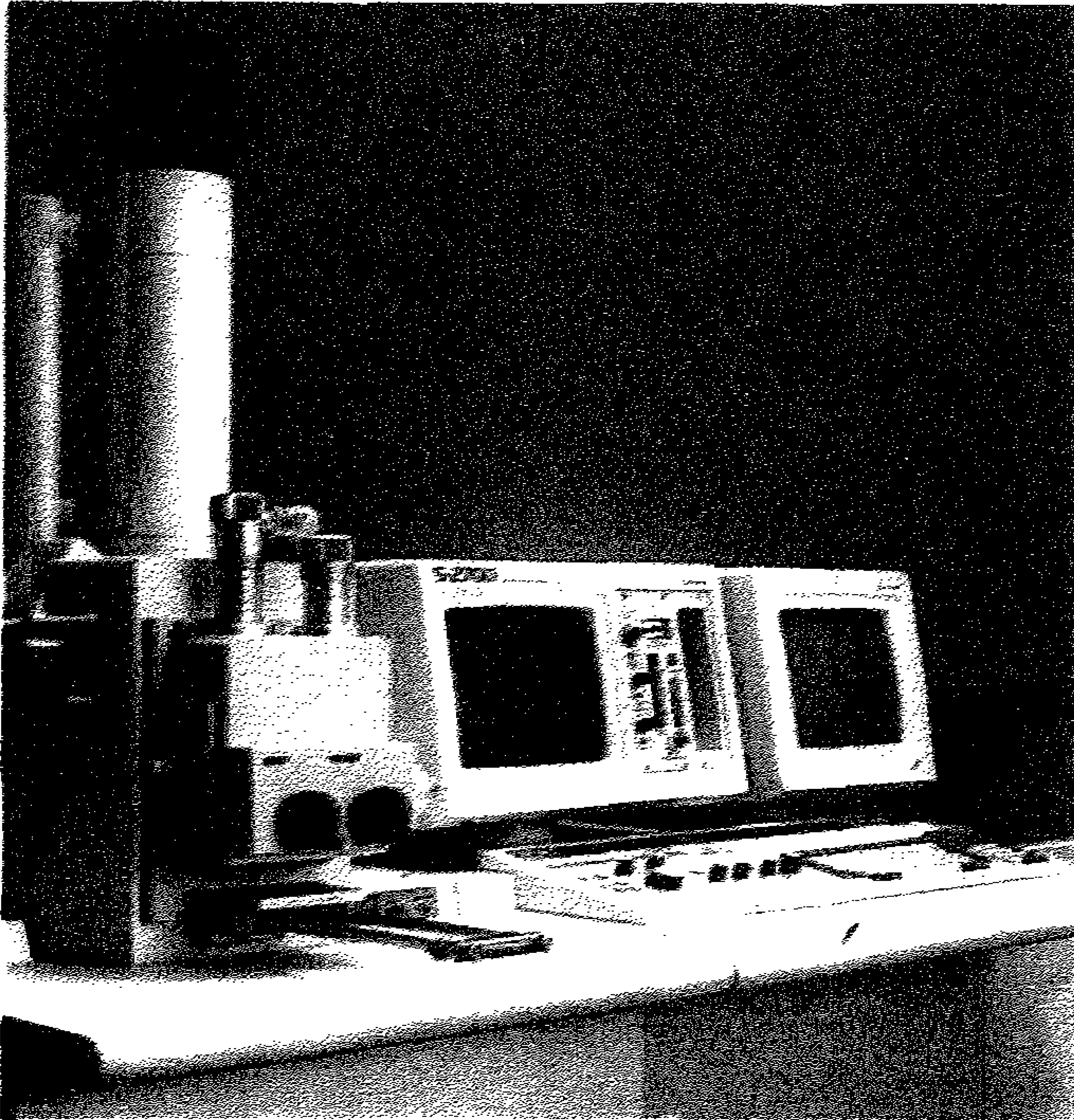
Ultraviolet Microscopy



(شكل ١٠ أ)

ميكروسكوب الحقل (الحيز) المظلم

Dark Field Microscope

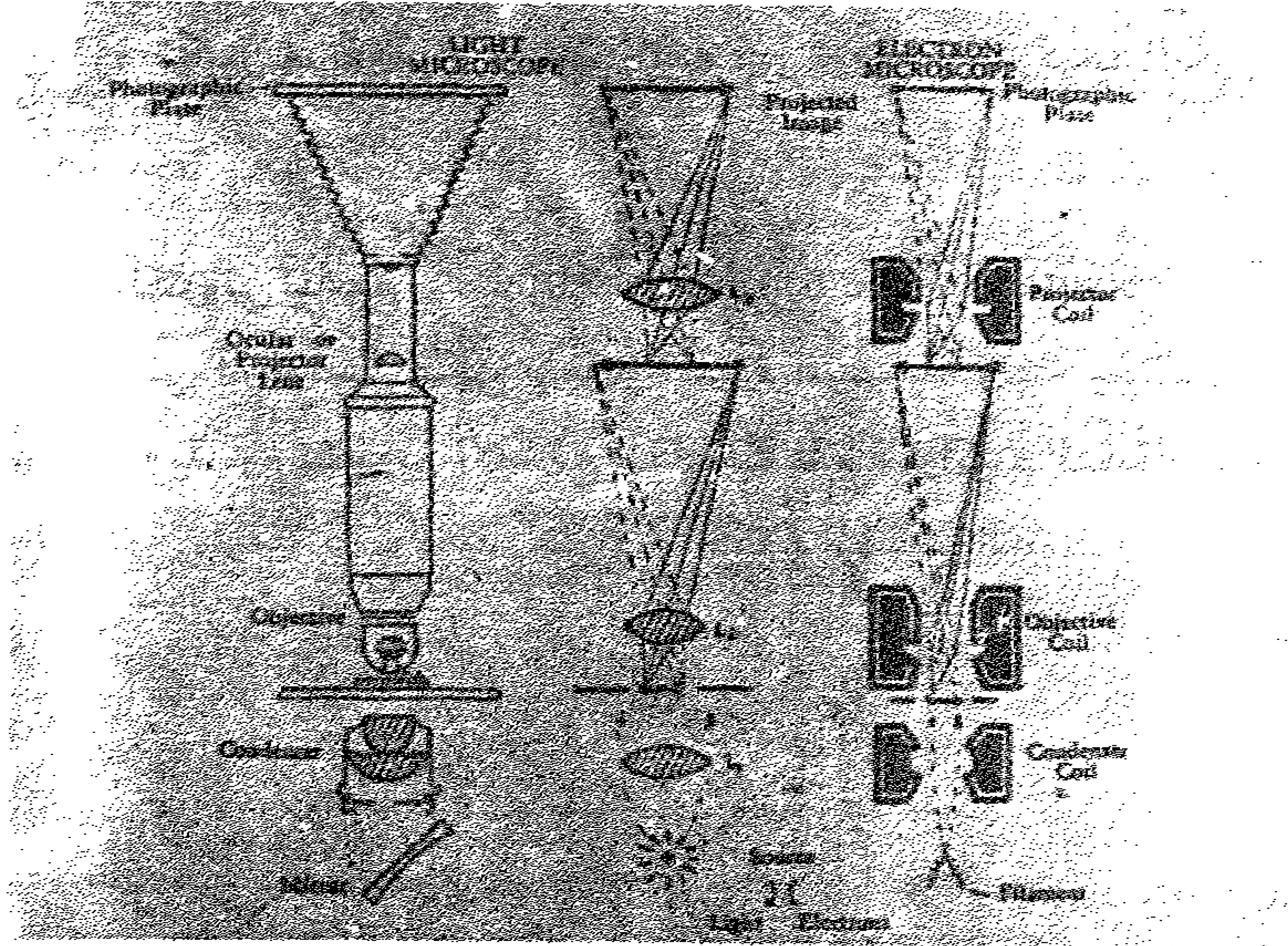


(شكل ١٦ أ)

أحدث الميكروسكوبات

الاليكترونية الماسحة

Ultramodern Scanning
Electon Microscope



شكل (١٥)   مرور الأشعة الضوئية فى الميكروسكوبين الضوئى والاليكترونى

ويتم الحصول على حزمة الالكترونات بتسخين سلك من التنجستين مثلا - وهو خيط الكاثود (القطب الموجب) . ويتم تنشيط أو اسراع الالكترونات بواسطة قوة الفولت المرتفعة المنشطة والتى توضع بين الكاثود والأنود (القطب السالب) . وتتم المحافظة على القطب السالب عند معدل الجهد الأرضى بينما يكون القطب الموجب عند جهد سالب مرتفع . ويتم العزل الكهربى بين القطب الموجب وبقية الميكروسكوب بواسطة الخزف أو الزجاج .

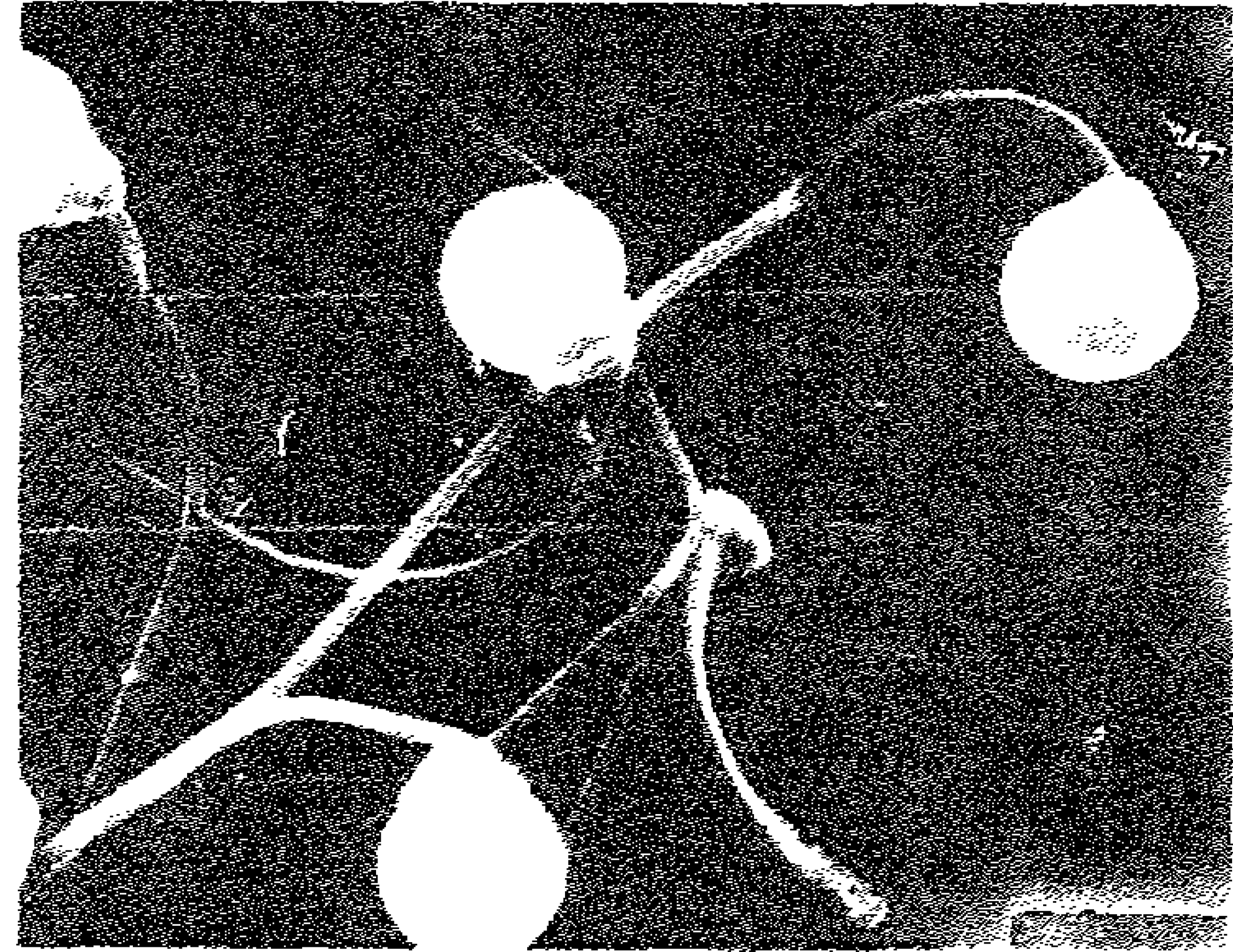
ويشتمل الجهاز الضوئى فى الميكرسكوب على عدسة تكثيف مغناطيسية تعمل على تركيز حزمة الالكترونات فى العينة والعدسة الشيئية وعدسة العرض التى تعمل جميعها على تكوين صورة مكبرة للعينة على الشاشة الفلورية أو الشريحة التصويرية . ويجب أن تمر حزمة الالكترونات فى الميكروسكوب الالكترونى خلال مسافة مفرغة تفريغا جيدا حتى لا تتشتت الالكترونات .

وبصورة عامة فإن الميكروسكوب الالكترونى يستخدم كمصدر للاضاءة حزمة من الالكترونات بدلا من الضوء العادى . وتخترق هذه الالكترونات العينية ثم تقع على

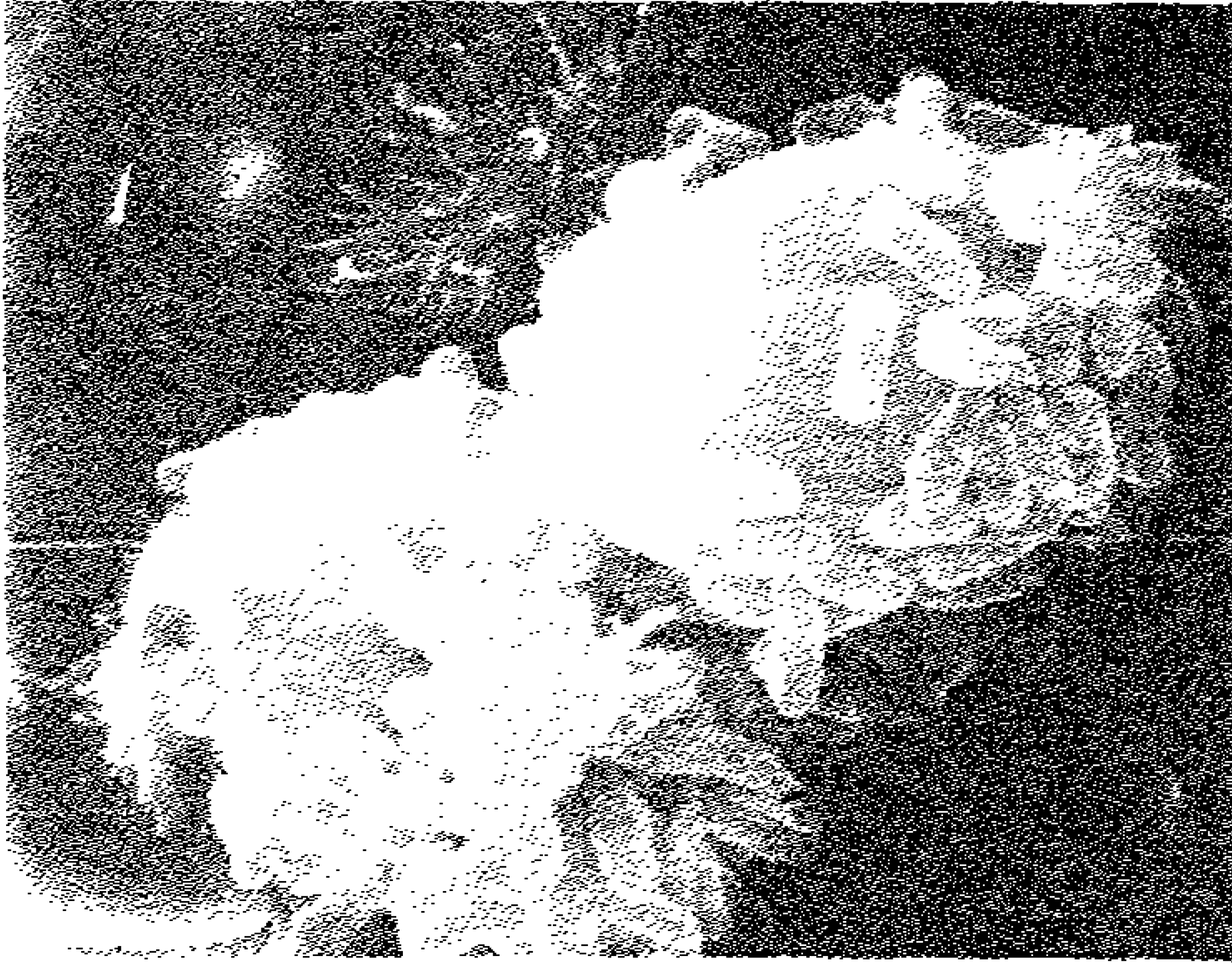
شريحة تصويرية مكونة صورة مكبرة للعينة . وواضح ان للميكروسكوب الالكترونى - بما ينتجه من قوة تكبير مرتفعة - أهمية بالغة فى توضيح التركيب الدقيق للمكونات الخلوية .

الميكروسكوب الالكترونى الماسح Scanning Electron Microscope

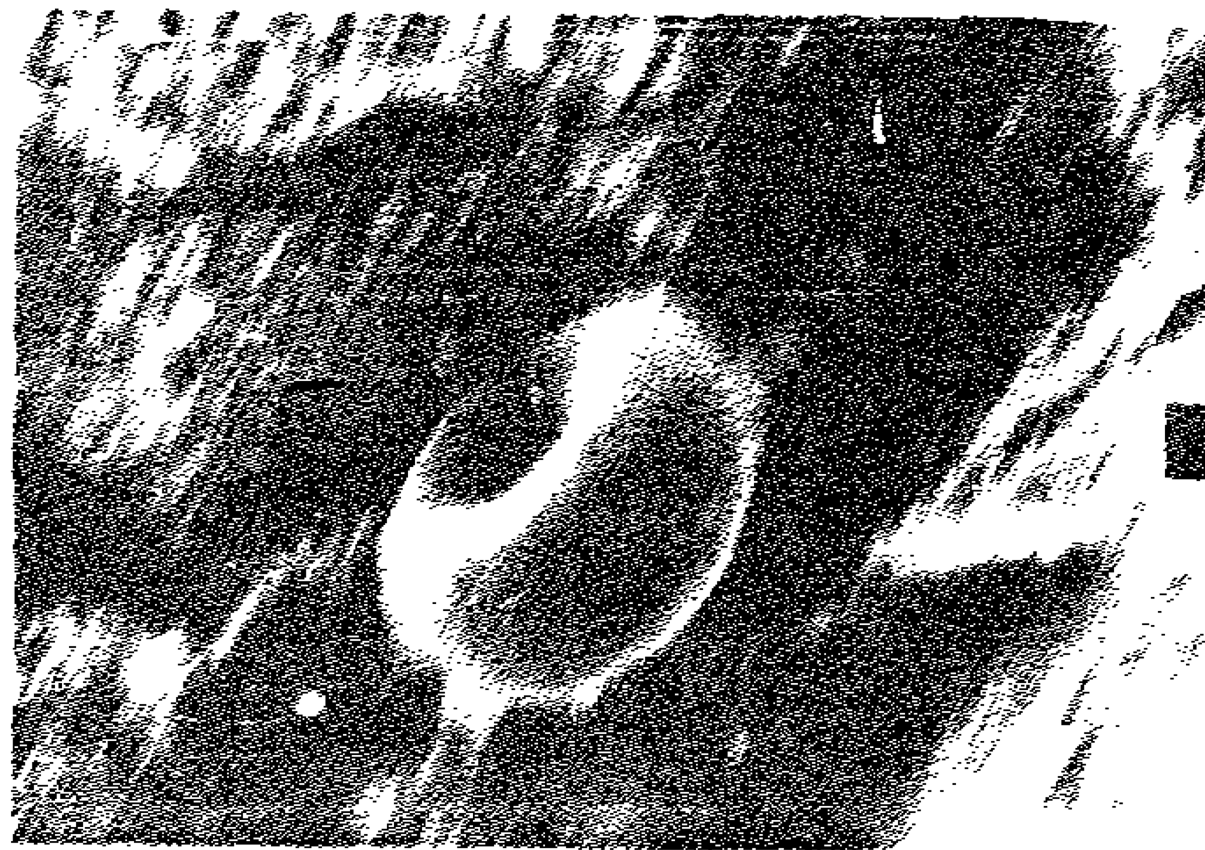
وهو مبنى أساسا على نفس الفكرة السابقة ولكنه يختلف جذريا عنه من ناحية انه يقوم بتصوير الاسطح الخارجية فقط للتراكيب الدقيقة ومعنى ذلك أن الأشعة الالكترونية التى تستخدم فى الأضاءة لا تخترق العينات إنما تقع عليها من أعلى هذا ، بالطبع بجانب اختلاف اساسى فى طرق اعداد العينات للفحص فى الحالتين (اشكال ١٦ أ ، ١٦ ب ، ١٦ ج ، ١٦ د)



(١٦ ب) حيوانات منوية



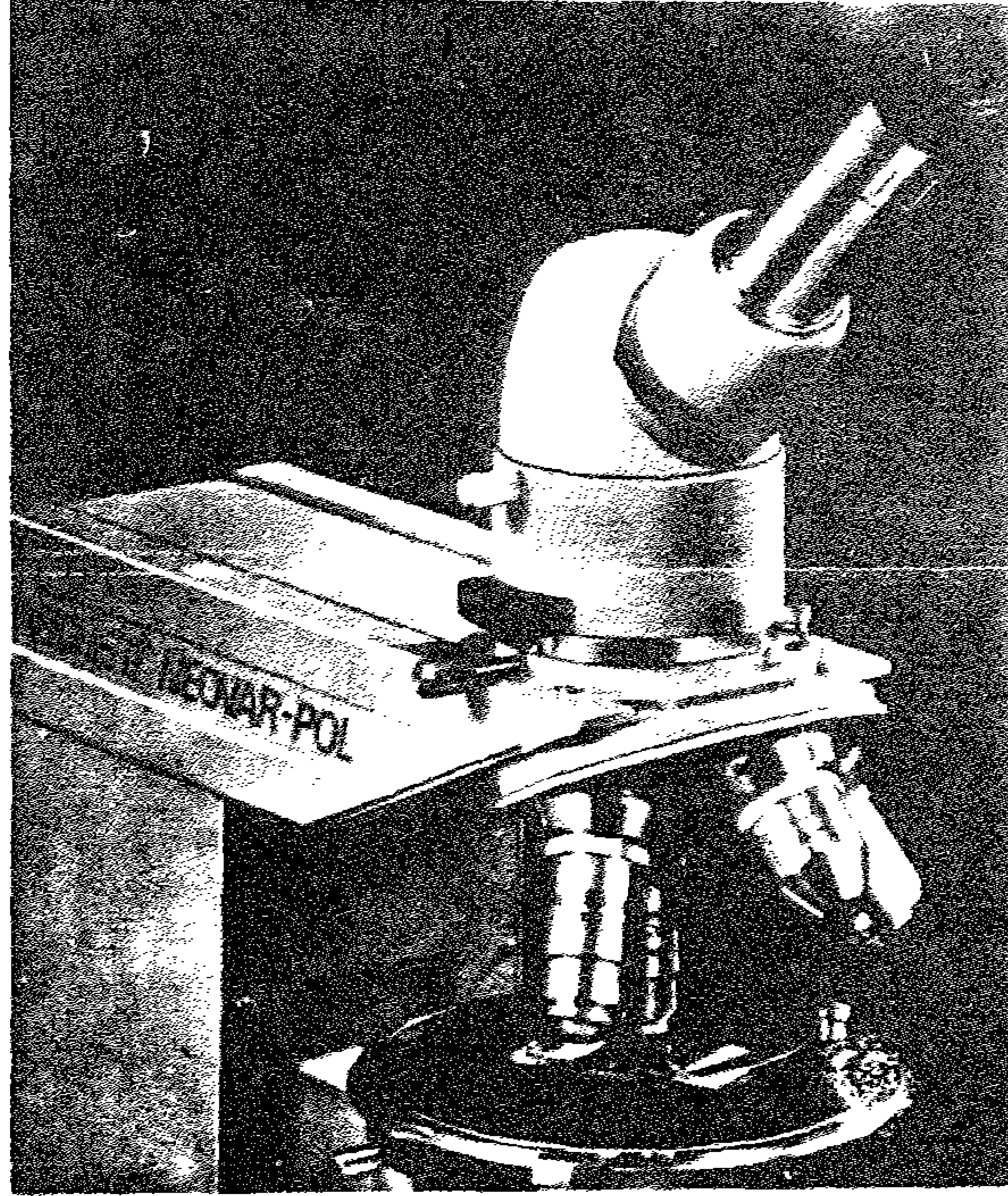
(١٦ جـ) أحد أنواع البكتيريا



(١٦ د) خلية دم حمراء

ميكروسكوب الضوء المستقطب (Polarized microscope)

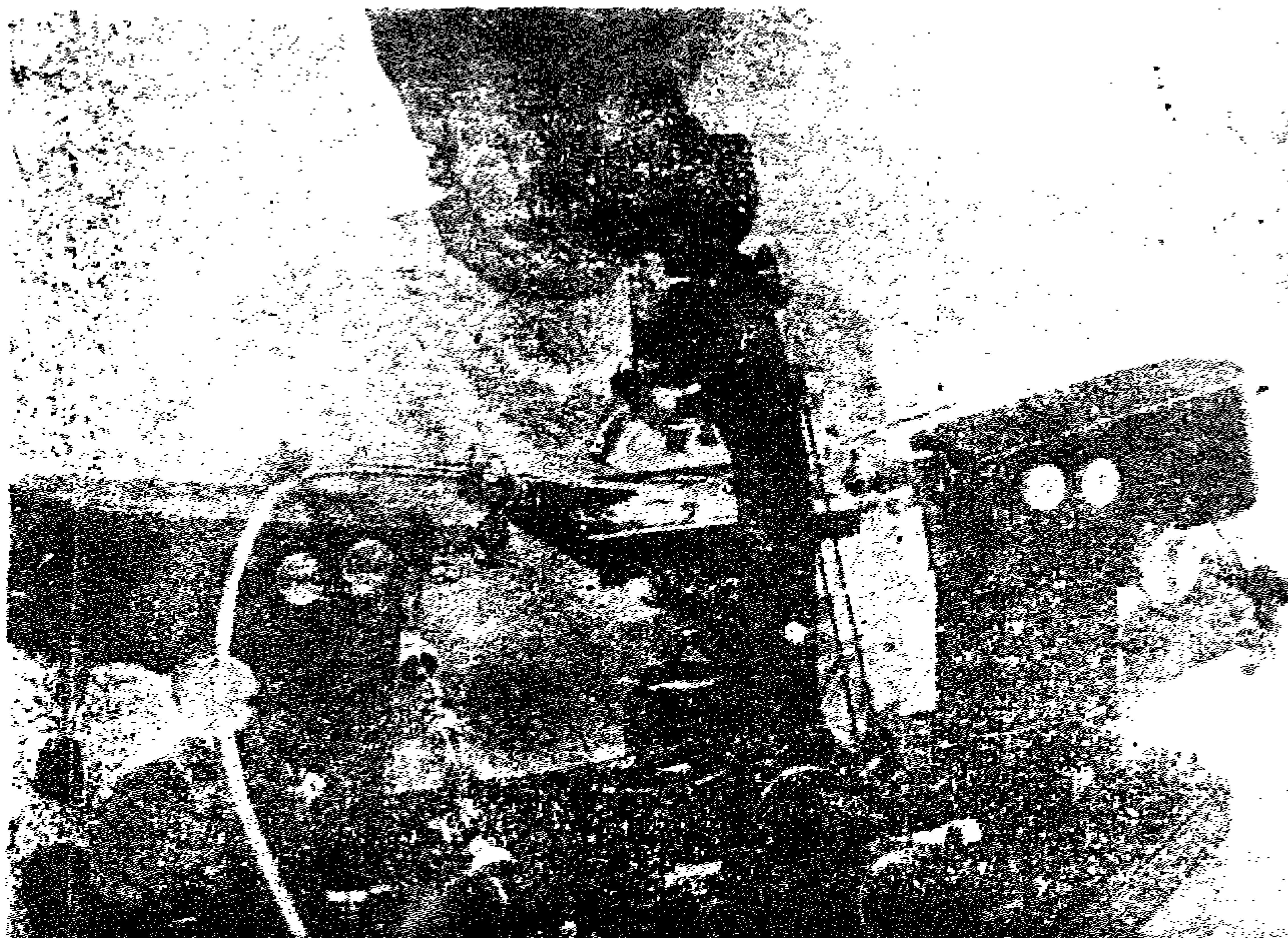
وهو اوسع استخداما بالنسبة للبلورات والمعادن عنه فى الاغراض البيولوچية وهو يختلف بصورة اساسية عن الميكروسكوب العادى فى احتوائه على تصميمين اضافين ، يعمل احدهما على استقطاب الضوء ويعمل الآخر على تحليل الضوء . وعند استخدامه فى فحص العينات البيولوچية فان ذلك يتوقف على نمط ظهورها بهذا الضوء المستقطب (أشكال ١١ ، ١١ أ)



شكل (١١ أ) ميكروسكوب الضوء المستقطب Palarization Microscope

جهاز التشريح الميكروسكوبى "Micromanipulator"

يستخدم جهاز التشريح الميكروسكوبى على نطاق واسع فى الدراسات التجريبية فى الخلايا (شكل ٥) . وهو ميكروسكوب ضوئى مزود بإبر دقيقة وشفرات رفعية حادة وحقن دقيقة وبذلك يمكن إدخال إبرة داخل الخلية وحقنها بمواد معينة أو قطع أجزاء منها لمعرفة أثر ذلك على تراكيب الخلية ومناشطها الحيوية .



(شكل ١١ ب) جهاز التشريح الخلوى Micromanipulator

طرق دراسة الخلية

Methods for studying cells

توجد طرق خاصة لدراسة الخلية ومحتوياتها وتركيبها الكيميائى . وهناك مسلكان رئيسيان يتبعان فى دراسة الخلايا :

(١) الطرق الحيوية (فحص الخلايا وهى حية) .

(٢) فحص الخلايا المثبتة بالمثبتات المختلفة .

فحص الخلايا الحية: Examination of living cells

الفحص الحيوى وفوق الحيوى : "Vital and supra-vital examination"

حيث يتم صباغة الخلايا الحية داخل الجسم أو خارجه بصبغات متخصصة مثل أخضر جانس (Janus green) والأحمر المتعادل (Neutral red) .

كذلك ، فإن طرق زراعة الأنسجة (tissue culture) لها أهميتها البالغة فى دراسة تركيب الخلية . وهذه الطرق فى تقدم ملحوظ حتى أن مزرعة للخلايا الليفية ظلت فى حالة الحياة لأكثر من ثلاثين عاما .

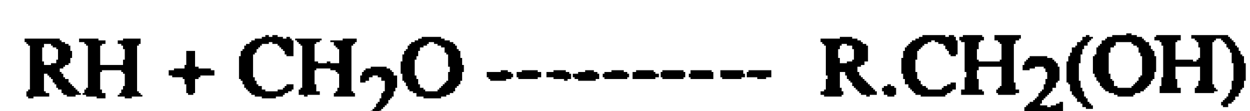
المثبتات المستخدمة فى بيولوجيا الخلية Fixatives used in cell biology:

يطلق على العملية التى تستخدم للمحافظة على الخلايا والأنسجة فى حالة أقرب ما تكون لحالتها الحية **التثبيت** (Fixation) ، وهى عملية كيمائية تستعمل فيها مواد معينة تسمى **المثبتات** (Fixatives) . ويعتمد اختيار المثبت على طبيعة الدراسة والغرض منها . فعلى سبيل المثال ، إذا كان المطلوب دراسة النواة والكروموسومات ، تستخدم عادة المثبتات الحمضية بينما يستخدم الأسيتون والفورمالديهيد مثلا لدراسة الإنزيمات ، وهى مواد تعمل على المحافظة على نشاط الإنزيمات وفاعليتها . وعلى أية حال ، فإن اختيار المثبتات يجب أن يكون بطريقة تؤدى إلى ترسيب البروتينات فى أدق صورها حتى لا يحدث أى تغير فى مظهر الخلية . وأفضل المبثبات البروتينية هى التالية :

الفورمالين (الفورمالديهيد) : "Formalin "formaldehyde

يتفاعل الفورمالين مع بروتينات الأنسجة بطرق عديدة ومعقدة وذلك لأنه يستطيع الاتحاد بالعديد من المواد التى تترسب فى الخلايا والأنسجة . وجدير بالذكر أن الكثير من تلك التفاعلات عكسية ، وتتم تحت تأثير عوامل بسيطة مثل الغسيل.

وأهم تفاعلات الفورمالين هى التى يتم فيها تحول أحد المركبات الذى يحتوى على ذرة هيدروجين فعالة (أى شديدة التفاعل) إلى مجموعة هيدروكسيل .



$$RH + CH_2O \text{ ---------- } R.CH_2(OH)$$

ومركب الهيدروكسيل فعال أيضا ويمكن أن يتكاثف مع ذرة هيدروجين أخرى لتكوين وصلة ميثيلين metyylene bridge (-CH2-)



$$R.CH_2\ (OH) + Hr \text{ ---------- } R\text{-}CH_2 - R + H_2O$$

وتتمزق هذه الوصلات الميثيلينية بالتميؤ أو التحلل المائى . وقد تتكون الوصلات الميثيلينية بين مجموعتين متماثلتين مثل مجموعتين أمينيتين NH_2 ، أو بين مجموعة أمينية NH_2 وثنائى ببتيد أو مجموعة أمينية ، NH_2 .

يتفاعل الفورمالين مع الكيراتين (Keratin) بين الأس الهيدروجينى ٦ ، ٨ (والكريراتين هو أحد المكونات الرئيسية فى الجلد والشعر) ، وذلك دون التأثير فى رابطات الكبريت S-S فى السيستين . غير أنه فى الوسط الأكثر قلوية يعمل على اختزال مجموعة ثنائى الكبريت (S-S) إلى مجموعتى كبريت هيدروجينى SH ، وينجم عن ذلك تفاعله معهما مكونا ، فى بعض الأحيان ، وصلة ميثلينية ($S-CH_2-S$) فى المكان الأصلى لرابطة الكبريت الهيدروجينى المزدوج .

تشمل المجموعات التى تدخل فى عمليات تثبيت البروتينات على الببتيدات (Peptides) ومجموعة الهيدروكسيل ومجموعة الكربوكسيل وكذلك البروتينات الكبريتية .

ويمكن ازالة معظم الفورمالين الذى يبقى مرتبطا بالبروتين بعد عملية التثبيت بواسطة الغسيل بالماء الجارى لمدة تصل إلى ٢٤ ساعة . وعلى الرغم من ذلك تظل آثار بعض الفورمالين باقية فى الانسجة . وقد يمنع هذا الفورمالين المتبقى إعداد الأنسجة بطريقة جيدة ، ولهذا يتحتم غسل العينات المثبتة فى الفومالين غسلا كافيا بالماء المقطر وذلك للتخلص من بقايا الفورمالين الموجود في الأنسجة .

وقد عرفت تأثيرات الفورمالين على مكونات الأنسجة لأول مرة عن طريق الصباغة وصناعات الصوف حيث أن الكولاجين والريتيكولين (الألياف البروتينية الشبكية) مادتان هامتان فى هذا المجال . وقد تمت بعض البحوث تحت ظروف هستولوجية لا بأس بها (على سبيل المثال عند توفر أس هيدروجينى يتراوح بين ٤ ، ١٠ فى درجات حرارة مختلفة) ؛ وقد وجد أن الفورمالين المرتبط بالبروتينات المختلفة قد نقص بشكل واضح عندما ارتفع الأس الهيدروجينى إلى ١٠ ؛ ويستخدم الفورمالين دائما فى الدراسات الهستولوجية والسيتولوجية فى محاليل محايدة عند نقطة التعادل أو فوقها ويؤدى ذلك الى زيادة فاعلية الفورمالين ويعزى ذلك إلى أن التركيب المتبلمر للفورمالين يوجد فى الماء على صورة مميئة فى هيئة جليكول الميثيلين ($CH_2(OH_2)$) mathylene glycol

وترجع أهمية تلك الملاحظات بالنسبة للأعمال السيتولوجية والهستوكيمائية الى أن معاملة البروتينات بواسطة الفورمالين ، والذى يعقبه غسل العينات غسلا كافيا بالماء المقطر جدير بأن يجعل البروتينات فى حالة تمكنها من التفاعل بكفاءة مع أى صبغة أو أى مادة كيماوية .

الكحول والأسيعون Alcohol and acetone

يعمل الكحول والأسيتون على ترسيب البروتينات . ويستخدمان على نطاق واسع فى الدراسة الهستوكيميائية للإنزيمات . وعلى الرغم من التغيرات الشكلية التى يحدثها كل من المركبين فى الخلايا إلا أنهما لا يحدثان أى تغيير فى المجموعات الإنزيمية وفاعليتها على أنه يتعين الإشارة إلى أن تفاعلات الكحول والأسيتون على البروتينات تفاعلات عكسية ، ويمكن للبروتينات أن تستعيد خواصها الأصلية عند ابعاد العوامل المؤثرة (الكحول أو الاسيتون) عنها .

الأيوانات والمركبات المعدنية: Metallic ions and complexes

يتركز اهتمام العاملين فى مجال الخلايا والأنسجة بصفة خاصة على كل من الكروم والزئبق والأوزميوم .

الكـــروم : "Chromium"

لمثبتات الكروم خاصية تكوين مركبات معينة مع الماء ، وتتحد تلك المركبات مع المواد البروتينية مكونة مركبات أخرى شبيهة بالتى تتكون تحت تأثير الفورمالين . ويعتمد تفاعل الكروم إلى حد كبير على الأس الهيدروجينى لوسط التفاعل فقد وجد انه عندما يتراوح الأس الهيدروجينى بين ١ ، ٤ تزداد كمية الكروم المرتبطة بالكولاجين ؛ كما وجد أيضا أن كمية الكروم التى ترتبط بزلال البيض ترتفع بشكل كبير عندما يتغير الأس الهيدروجينى من ٤ الى ٧ وبصورة عامة فقد استقر الرأى على أن الأس الهيدروجينى للوسط الذى يستخدم فيه الكروم يكون عند درجة أقل من ٩ر٢ .

والملاحظ أن المثبتات التى تحتوى على الكروم تعطى نتائج حسنة فى حالة الجليكوجين والدهون (Lipids) والأحماض النووية وكذلك فى تثبيت الميتوكندريا والحفاظ عليها .

الزئبـــق : "Mercury"

تســـتخدم أمـــلاح الزئـــبق علـــى نطاق واسع فى إعداد العينات الهستولوجية والسيتولوجية للأغراض العادية . وتكون المركبات الناتجة عن تفاعل الزئبق مع البروتينات اكثر ثباتا من مثيلاتها التى تتكون من تفاعل المعادن الأخرى مع البروتينات .

ويتخلف عن التثبيت بواسطة المثبتات الزئبقية رواسب زئبقية تبدو واضحة فى

الخلايا والأنسجة ، ولكن يمكن التخلص من تلك الرواسب باستخدام محلول الأيودين ، الذى يعقبه غسيل كاف بمحلول ثيوسلفات الصوديوم (الهيبو) الذى يعمل بدوره على إزالة ما يتواجد من بلورات الأيودين . وفى النهاية يتم التخلص من محلول الهيبو بغسل العينات غسلا كافيا بالماء المقطر .

وبالنسبة لدور الزئبق وتأثيره على الأنسجة وبخاصة على محتوياتها البروتينية يجب أن تعرف أن أيونات الزئبق ++Hg تشبه فى سلوكها سلوك الأيونات المعدنية الأخرى من ناحية اتحادها بالمجموعات الحمضية للبروتينات وبخاصة مجموعات الكربوكسيل والهيدروكسيل وحامض الفسفوريك الموجود فى المركبات البروتينية النووية .

ويختلف الزئبق عن الكروم فى أنه لا يستطيع تكوين مركبات لها القدرة على ربط السلاسل البروتينية المتجاورة ، كما يختلف عن معظم المعادن الأخرى فى قابليته للارتباط بمجموعات الهيدروجين الكبريتية SH . فإذا وجدت كمية ، مهما كانت طفيفة من هذه المركبات ، فإنها تتفاعل مع الزبق وتكون الرابطة الناتجة عن هذا الاتحاد أقوى منها فى حالة الاتحاد بين الزئبق وأية مجموعات أخرى . وقد أمكن لبعض الباحثين إعداد جزء من المصل الزلالى يحتوى على مجموعة هيدروجينية كبريتية واحدة فى الجزئ . وعندما ترك هذا ليتفاعل مع ملح الزئبق ، وجد أن البروتين الناتج يحتوى على نصف ذرة زئبق لكل جزئ من انزلال . ويمكن توضيح التفاعل الحادث فى هذه الحالة كالاتى :


$$RSH + Hg\,CI_2 \text{ ---------- } RSHgCI + HCI$$

(Protein mercaptide)


$$RSHgCI + R.SH \text{ ---------- } (RS)_2\,Hg + HCI.$$

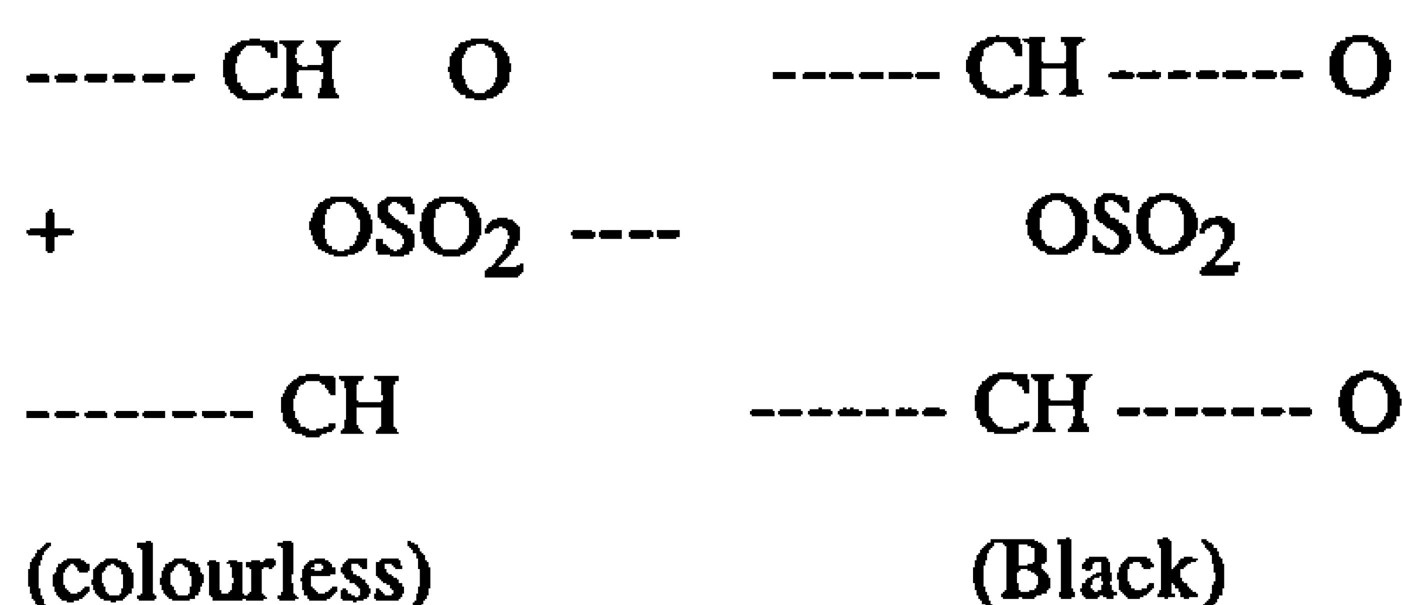
والتفاعل الثانى بطئ . وكلا التفاعلين عكسيان ، وبينما يمكن عكس التفاعل الثانى بأى تفاعل وينتج عن ذلك مركب زئبقى غير متحلل ، إلا أن التفاعل الأول يعكس فقط بواسطة مواد كاشفة (مثل السستيين Cysteine) الذى يكون مشتقات زئبقية ثابتة . وتجدر الإشارة إلى أنه فى حالة التحضيرات المحتوية على بروتينات فليست جميع مجموعات الهيدروجين الكبريتية الموجودة تستعمل فى التفاعل . وفى الدراسات المتعلقة بكيمياء الخلية يبرز سؤال على درجة كبيرة من الأهمية وهو : هل تفاعل الزئبق مع للمجموعات البروتينية المختلفة قابل للإنعكاس بالعمليات المعتادة مثل الطمر فى الشمع

والغسيل وازالة الرواسب الزئبقية بواسطة الأيودين والهيبو ؟ والواقع أن الدراسات الخاصة بتلك النواحى لم تتم بعد وإن كان من المؤكد أن بعضا من الزئبق يبقى مـرتبطا بالمجموعات الحمضية فى البروتينيات النووية ، ومن المحتمل أيضا أن بعضه يبقى مرتبطا مع مجموعات الكبريتيات الهيدروجينية . وعلى ذلك فمن المستحسن تحاشى استخدام المثبتات الزئبقية فى تحضيرات كيمياء الخلية عندما يراد دراسة الأحماض النووية أو مجموعات الكبريتات الهيدروجينية بدقة تامة . ويمكن فى هذه الحالة استخدام تفاعلات بروتينية أخرى مثل ميلون (Millon) وساجوشى (Saguchi) وملح تترازوليوم .

الأوزميـــــوم "Osmium"

يستخدم عادة حامض الأوزميك (رباعى الأوزميوم OSO_4) كمثبت سيتولوجى وبخاصة لتوضيح جهاز جولجى والميتوكندريا . ولكن استخدامه فى الدراسات الهستولوجية (دراسة الأنسجة) محدود جدا لبطء اختراقه للتراكيب الداخلية ، غير أنه يلقى الأن اهتماما شديدا بسبب استخدامه فى تحضير العينات المطلوبة للفحص بالميكروسكوب الالكترونى .

وبالنسبة لدور الأوزميوم فى التثبيت فيعتقد أن الدهون غير المشبعة تختزل رباعى الأوزميوم مكونة مركبات داكنة اللون تحتوى على الأوزميوم أو هيدروكسيده . وقد يرجع السبب فى ذلك إلى أكسدة الروابـط المزدوجة (double bonds) بين درات الكربون المتجاورة .



وقد وجه پورتر (Porter) فى عام ١٩٥٣ أن نسبة ٢ ٪ من حامض الأوزميك تكون مركبات جيلاتينية مع الزلال (الألبومين) والجلوبيولين والفيبرينوجين . وتعتبر المادة الجيلاتينية الواضحة التى تتكون ببطء نسبى مع الألبومين دليلا على ارتباط خيطى (miceller) او ارتباط وحيد الجزئ . ويعتقد ولمان "Wolman" (١٩٥٥) أن

اطالة وقت التثبيت ينتج عنه تلف واضح لارتفاع معدل الأكسدة ، كذلك فإنه من المعروف تماما أن الكحول يمكن أن يستخلص الأغشية الميلينية التى تحيط كلية بالألياف العصبية ، ولكن هذا لا يحدث إذا سبق معاملة الأنسجة بحامض الأوزميك . وقد فسر ذلك على أنه نتيجة للارتباط التام الذى يحدث بين الدهون (الليبيدات) والبروتينات .

الفصل الثالث

البروتوبلازم The protoplasm

البروتوبلازم هو المادة الحية التى تتكون منها جميع الكائنات الحية : حيوانية كانت او نباتية والتى بدونها تنعدم الحياة ، ولهذا فقد عرفه **هكسلى** (Huxley) فى عام ١٨٦٨ على أنه " الأساس الطبيعى للحياة " إذ أن جميـــع الوظائـــف التى يقـــوم بها الكائن الحى ترجـــع إلى التغيـــرات الكيميائيـــة والفيزيقية التى تحدث فى البروتوبلازم .

ويطلق لفظ بروتوبلازم على المواد المختلفة التى يتكون منها كل من السيتوبلازم والنواة ، أما المحتويات غير الحية مثل حبيبات المح (Yolk granules) فى البويضات وحبيبات الإفراز (secretory granules) فى الخلايا الغدية وغيرها فتوجد فى الستوبلازم نتيجة لنشاط السيتوبلازم أو النواة أو كليهما . ومعنى ذلك أن تلك المواد تتكون نتيجة لنشـــاط البروتوبلازم لكنهـــا لا تشكـــل جزءا منـــه ، ويطلـــق عليها بصورة عامة المواد " **غير الحية** " (metaplasm or deutoplasm) . وتختلف مادة البروتوبلازم من نوع من الخلايا إلى نوع آخر . وهى مميزة لخلايا الأعضاء والأنسجة المختلفة .

التركيب الكيمائى للبروتوبلازم : Chemical composition of protoplasm

إن التركيب الكيميائى للبروتوبلازم غير معروف على وجه الدقة إذ لا يمكن تحليل البروتوبلازم دون قتله بواسطة مواد كيميائية ، وبهذا تحدث فيه تغيرات كيميائية ، كما أن البروتوبلازم يحتوى فى العادة على بعض افرازاته وبذلك لا يكون تحليله دقيقا . علاوة على هذا فإن البروتوبلازم يختلف من نوع من الخلايا الى نوع آخر : فبروتوبلازم الخلية الكبدية يختلف عن مثيله فى الخلية العصبية وهكذا . إلا أنه على الرغم من ذلك فقد أثبتت التحاليل الكيميائية بأن البروتوبلازم فى جميع الأنسجة يحتوى على الكربون والهيدروجين والاكسجين والأزوت بنسب مختلفة ، كما أن به عناصر أخرى مثل الكالسيوم والكبريت والفسفور والمغنسيوم والصوديوم والبوتاسيوم والحديـــد والكلـــور . وتتحد بعض العناصـــر مـــع بعضـــها مكونـــة موادا عضـــوية كالبروتيـــات . والكربوهيدراتات والدهـــون أو مواد غير عضوية مثل الأملاح غير العضوية (أو الأيونات المعدنية) والماء .

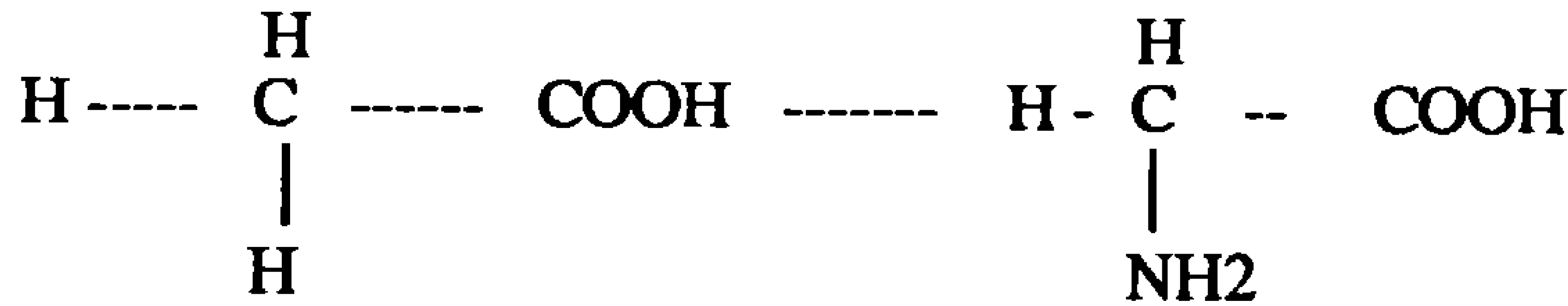
المركبات العضوية فى الخلية : Organic comporents of the cell

أ - البروتينات " Proteins "

البروتينات هـــى أكثـــر المركبات العضوية انتشارا فى البروتوبلازم الحيوانى . والبروتينات مميزة للمادة الحية والمواد المشتقة منها ، كما أنها تلعب دورا هاما فى بناء الأنسجة .

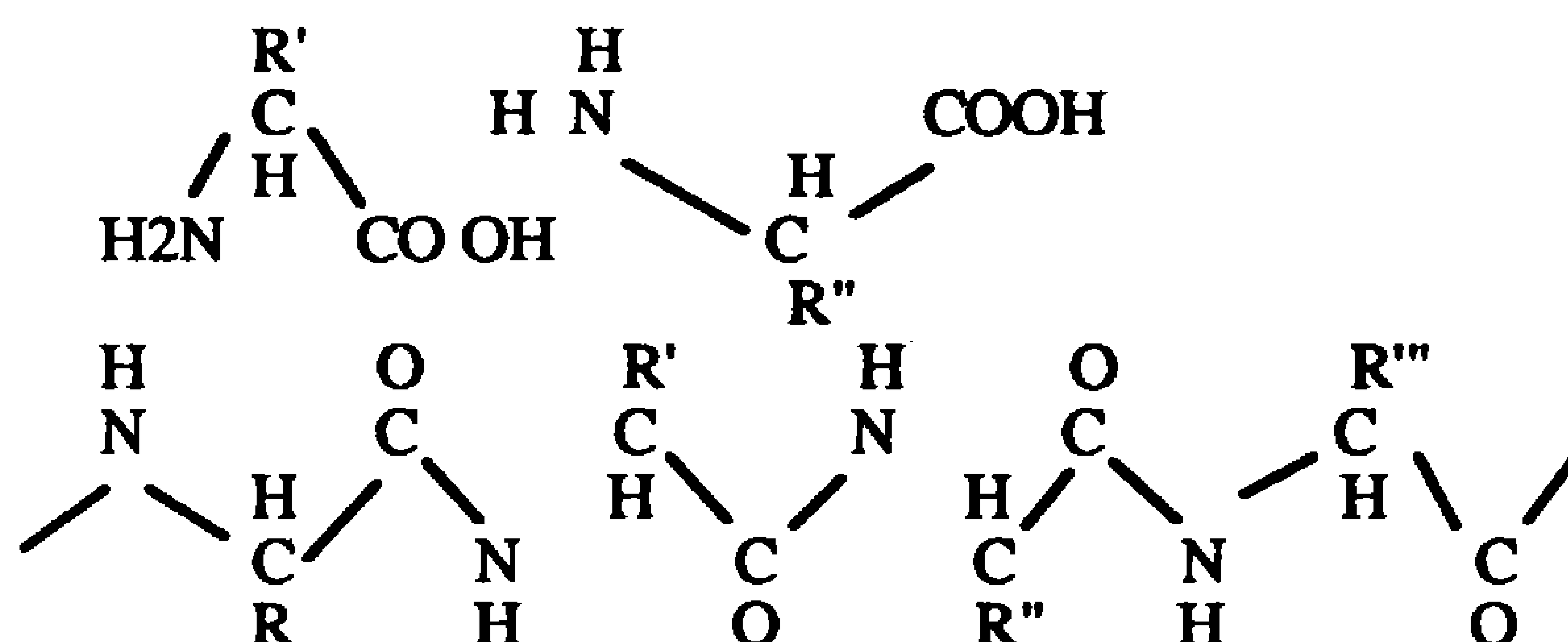
وتشتمل البروتينات على الكربون (C) والهيدروجين (H) والأكسجين (O) والنيتروجين (N) ، بالإضافة إلى كميات ضئيلة من الكبريت (S) والفوسفور (P) أو غيرها من العناصر . وجزيئات البروتين معقدة التركيب ووحداتها التركيبية هى **الأحماض الأمينية** (amino acids) التى تتميز بقابليتها الشديدة للاتحاد مع بعضها فى أنماط مختلفة ، كما يمكنها الاتحاد مع غيرها من المواد فينتج عن ذلك عدد كبير جدا من البروتينات ولذلك فإنه من المتعذر وضع صيغة كيميائية للبروتوبلازم .

والأحماض الأمينية هى أحماض عضوية تحتوى على مجموعة الأمينية ($-NH_2$) amino group ؛ وبعبارة أخرى ، فإن الأحماض الأمينية مشتقة من الأحماض الآليفاتية ، مثل حامـــض الخليك (CH_3 COO H) وذلك باســـتبدال ذرة أالفاهيـــدروجين بمجموعة الامونيا :



Acetic acid   Amino acetic acid (Glycine)

ويمكن للأحماض الأمينية أن تتحد ببعضها مكونة سلاسل طويلة ؛ وترجع هذة الخاصة إلى وجود مجموعة الكربوكسيل الحمضية (-COOH) ومجموعة الأمونيا القاعدية (-NH2) فى كل جزىء من جزيئات الحمض الأمينى . ويطلق على مثل تلك المواد التى تحتوى فى نفس الوقت على مجموعة حمضية ومجموعة قاعدية اسم المواد مترددد الخواص أى ذات التفاعلين " قاعدة حمض " (amphoteric) ويتم اتحاد الأحماض الأمينية لتكوين جزىء من البروتين بطريقة معينة يحدث أثناءها اتحاد الشق الحمضى فى أحد الجزيئات بالشق القاعدى فى الجزىء الذى يلية مع فقدان جزىء من الماء:



(تمثل كل من "R', R , R, الشق فى كل حمض نووى)

وترجع أهمية البروتينات فى النشاط البروتوبلازمى جزئيا إلي خواصها المترددة ؛ .فهى قد تعمل – تحت ظروف خاصة – كقواعد أو تعمل كأحماض ، وعلى وجه العموم فإنها تعمل أثناء الحياة كمركبات حمضية .

وللأحماض الأمينية أهمية فسيولوجية كبيرة ، وذلك لأن البروتينات الموجودة فى المواد الغذائية تتحول الى أحماض أمينية أثناء عملية الهضم . ويتم ذلك بمساعدة بعض الأنزيمات على الوجة الآتى :

البروتينات (Proteins) ← بروتيوزات (Proteoses) ← ببتونات (Peptones) ←

عديدة الببتيــدات (Polypeptides) ← ثنائيـــة الببتيدات (Dipeptides) ← أ حماض أمينية (amino acids) .وتمر هذة الأحماض الأمينية الى الدورة الدموية التى تحملها إلى الخلايا حيث يتم تحويلها إلى بروتينات حيوانية (اى بروتينات خاصة شبيهة ببروتينات الجسم) وذلك تحت تأثير بعض الانزيمات الخلوية . ويمكن الحصول على الأحماض الأمينية من البروتينات بواسطة ألتحلل المائى (hydrolysis) فى وجود الأحماض أو القلويات أو الانزيمات الهاضمة . ويتكون من الأحماض الأمينية الطليقة (الحرة) ما يسمى بركة **االأحماض الأمينية** (amino-acid pool) التى تتخير منها كل خلية احتياجاتها لتبنى لنفسها البروتينات اللازمة لها . ومن ذلك يتضـــح أن ألبروتينـــات هى المسئولة عن إضافة مواد جديدة تســـاعد الكائن الحى على النمو أو على تعويض ما يتلف أو يفقد من جسمه .

أنواع البروتينات "Types of proteins"

يمكن تقسيم البروتينات إلى ثلاثة أنواع :

١- **بروتينات بسيطة** (Simple proteins) وتعطـى عـند تحللها أحماضا امينية فقط . وأهم هذه البروتينات : الالبومين والجلوبيولين والهستونات والبروتامينات :

أ - الألبومينات (Aloumins) وهى تذوب فى الماء وتتجلط بفعل الحرارة .

ب - الجلوبيولينات (Gobulins) وتذوب فى الأحماض والقلويات ومحاليل الاملاح ولكنها لا تذوب فى الماء .

جـ - الهستونات (Histones) وتذوب فى الماء ولكـن لا تـذوب فى الأمونيا المخففة . وقد تتحد الهستونات مع الأحماض النووية مكونة هستونات نووية كالتى توجد فى كثير من الخلايا كخلايا البنكرياس والغدة السيموسية .

د - البروتامينات (Protamines) وهى تـذوب فى المـاء ولكنها لا تتجلط بالحرارة ، وقد تتحد أيضا مع الأحماض النووية مكونة بروتينات نووية .

٢ - **البروتينات المرتبطة** (Conjugated proteins) وتشتمل على الانواع التى يكون فيها أحد البووتينات البسيطة متحدا بمادة أخرى . وتوجد من البروتينات المرتبطة الانواع التالية :

أ - البروتينات النووية (Nucleo proteins) وتنتج عن اتحاد البروتين مع الأحماض النووية . وتلعـب هذه المركبـات دورا هامـا فـى الأنشطة الحيوية للخلية ، كمـا أنـها المكونـات الأساسـية للكروموسـومات . وتختلف الكائنات الحية عن بعضها تبعا لاختلاف محتوياتها من هذه البروتينات .

ب - البروتينات السكرية (Clycoproteins) أو المخاطية (Mucoproteins) . وتكون فيها البروتينات متحدة بمادة كبريوهيـدراتية مثال ذلك المادة المخاطية (mucin) .

جـ - **البروتينات الدهنية** (Lipoproteins) وتشتمل على مجموعة من المواد ذات الأهمية البيولوجية البالغة التى تتميز بالوانها المختلفة . ويتبع هذه المجموعة الهيموجلوبين والهيوسيانين وسلسلة من الانزيمات التنفسية مثل انزيمات السيتوكروم وبروتينات الفلاقين .

٣ - **البروتينات المشتقة** (Derived proteins) وتشتمل على البروتينات المتجلطة والبروتينات المتحللة جزئيا ومنها البروتيوزات (proteoses) والببتونات (peptones) وعديدات الببتيد (polypeptides) .

دور البروتينات كدعامات ميكانيكية :

Role of proteins as mechanical support

تعتبر البروتينات من أهم المواد التى تدخل فى التركيبات الهيكلية ذات الأهمية الكبيرة فى تكوين الدعامة الميكاينية للجسم وذلك مثل الألياف البيضاء والألياف الصفراء والغضاريف والعضلات والقشور (الحراشيف) والأشعة الزعنفية .

بالإضافة الى ذلك فقد أوضح **ميكروسكوب الاستقطاب الضوئى** (Polarization microscope) وجود خيوط (بروتينية) بالغة الدقة فى كثير من التراكيب ، وذلك مثل الأهداب والأسواط والجزيئات العضلية فى الأوليات ، وفى ذيول الحيوانات المنوية والأشعة النجمية والخيوط المغزلية . كما تحتوى الأهداب المتحركة وجذيراتها على حبيبات بروتينية مترتبة فى الاتجاه المحورى لهذه الأجسام .

ويرى كثير من علماء الخلية أن هناك تركيبا داخليا فى الخلية يطلق عليه هيكل الخلية (Cytoskeleton) يتكون من شبكة من الخيوط الدقيقة المنتشرة فى أنحاء السيتوبلازم والتى يعزى اليها تدعيم البروتوبلازم والحفاظ على خواصه الميكانيكية . بالاضافة الى هذا فإنها مسئولة عن تغير الحالة الطبيعية للبروتوبلازم من الحالة الصلبة الى السائلة وبالعكس .

ويمكن مشاهدة هذه البروتينات الشبكية بوضوح فى بعض الكائنات مثل البلازموديوم ، فعند ما يضغط هذا الكائن بابرة دقيقة تظهر خيوط مرنة تقاوم ضغط الإبرة . بالإضافة إلى ذلك فان بعض العلماء يرون أنه يوجد تركيب بروتينى معين يسمى **الليبسين** (ellipsin) يتبقى فى الخلية بعد أن تزول منها جميع المحتويات البروتينية

الذائبة . وتكون هذه المادة اساسا لبعض التراكيب الخلوية الدائمة مثل بروتينات النواة والسيتوبلازم .

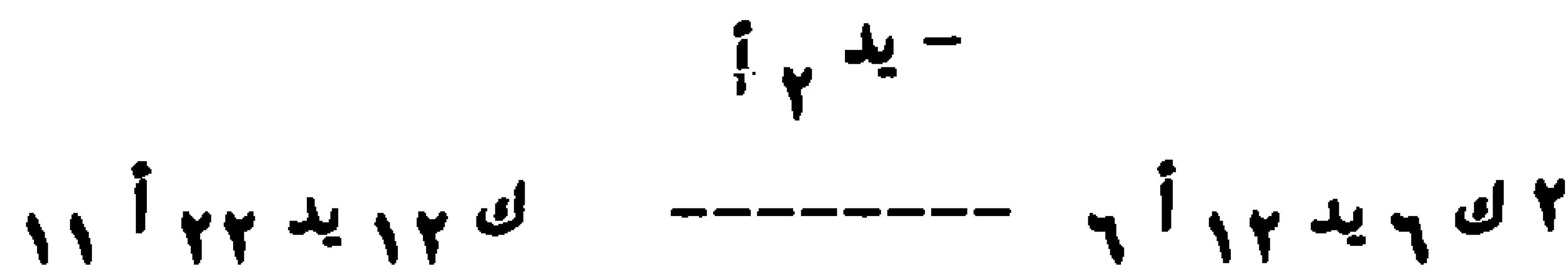
ب - المواد الكربوهيدراتية (CARBOHYDRATES)

الكربوهيدراتات مركبات من الكربون والهيدروجين والأكسجين يكون فيها العنصران الأخيران متحدين بنسبة ١:٢ ، وهى نفس نسبة وجودهما فى الماء . وأهم هذه المركبات فى الجسم **سكر العنب** (الجلوكوز)(glucose) **وسكر اللبن الأحادى** (جالاكتوز galactose) **والجليكوجين** (glycogen) . وتتحول الكربوهيدرات التى يحصل عليها الجسم إلى سكريات بسيطة قبل امتصاصها . وتتم أكسدة تلك السكريات مكونة بذلك أهم مصادر توليد الطاقة الحرارية التى يستهلكها الجسم فى أداء وظائفه المختلفة .

ويمكن تقسيم المواد الكربوهيدراتية الى مواد أحادية التسكر وثنائية التسكر وعديدة التسكر ، ويطلق على النوعين الأول والثانى المواد السكرية بسبب حلاوة طعمها ، كما أنها قابلة للذوبان فى الماء والكحول والانتشار خلال الأغشية مشبعة المنفذة . أما المواد عديدة التسكر فهى على العكس من ذلك تكون مع الماء محاليل غروية ، كما أنها غير قابلة للتبلور ولا تنتشر خلال الأغشية شبه المنفذة .

المواد أحادية التسكر (monosaccharides) وهى سكريات بسيطة تركيبها العام $\text{ك}_{\text{ن}}(\text{يد}_{٢}\ \text{أ})_{\text{ن}}$. وأهم هذه المركبات فى الخلية الأنواع الخماسية والسداسية وهى توجد متحدة بالبروتينات والليبيدات . وتعتبر السكريات الخماسية من أهم مكونات الكروماتين النووى . وتدخل هذه المجموعة ضمن تكوين حامض الريبوز والذى أكسى ريبوز النووين . أما الجلوكوز ($\text{ك}_{٦}\ \text{يد}_{١٢}\ \text{أ}_{٦}$) فهو السكر السداسى الذى يقوم بدور أساسى فى توفير الطاقة الحيوية اللازمة للجسم .

المواد ثنائية التسكر (disaccharides) : وتتكون من جزئين من المواد احادية التسكر مع فقدان جزئ من الماء :


$$٢\ \text{ك}_{٦}\ \text{يد}_{١٢}\ \text{أ}_{٦} \xrightarrow{-\ \text{يد}_{٢}\ \text{أ}} \text{ك}_{١٢}\ \text{يد}_{٢٢}\ \text{أ}_{١١}$$

ومن أهم هذه الأنــواع **سكر القصب** (سيكروز Sucrose) **وسكر الشعير** (مالتوز maltose) فى النباتـــات **وسكر اللبن الثنائى** أو اللاكتوز (lectose) فى الحيوانات .

ويتكون سكر الشعير من الجلوكوز ، أما جزئ سكر اللبن الثنائى فيتكون من جزئ جلوكوز وجزئ سكر لبن أحادى (galactose) . ويتكون جزئ قصب السكر من جزئ جلوكوز وجزئ سكر فواكه (فركتوز Fructose) .

سكر شعير = جلوكوز + جلوكوز .
اللاكتوز (سكر لبن ثنائى) = جلوكوز + سكر لبن أحادى (جلاكتوز)
سكر قصب = جلوكوز + سكرفاكهة

المواد عديدة التسكر (polysaccharides) : وهى تتكون من عدة جزئيات وحيدة التسكر مع فقدان عدد مناظر من جزيئات الماء :

- ن يد٢أ

ن ك٦ يد١٢ أ٦ ---------- (ك٦ يد١٠ أ٥)ن

ومن أهم المركبات عديدة التسكر : **النشا والسليلوز** فى النبات **والجليكوجين** فى الحيوان .

والنشا (Starch) ويمثل المواد الكربوهيدراتية المختزنة فى الخلايا النباتية . ويتم تكوينه من ثانى أكسيد الكربون والماء فى وجود الكلورفيل .

السيليلوز : (cellulose) : وهو التركيب الأساسى فى جدار معظم الخلايا النباتية ، كما يدخل فى تكوين مجموعة من التراكيب التى تكون الدعامة الهيكلية للنباتات .

الجليكوجين (Glycogen) : ويمكـــن اعتبـــاره نشـــا حيوانيا حيث يمثل المواد الكربوهيدراتية المختزنة فى خلايا الحيوان . وهو مادة ذات أهميـــة بالغة بالنسبة للحيوانات . ويوجد طليقا فى كثير من الأنسجة ويمثل مصدرا للطاقة فى الجسم . وعلى الرغم من وجود الجليكوجين فى كثير من أنسجة الجسم إلا أن الجزء الأكبر منه يوجد فى خلايا الكبد وخلايا العضلات ، وتختلف كمية الجليكوجين تبعا لنوع الغذاء ، ولكنه

يكون حوالى ٣ ٪ من الوزن الكلى للكبد . والجليكوجين فى حالة تحلل وتكوين بصورة مستمرة حيث يتم تكوينه من جزيئات الجلوكوز فى الكبد ومن حامض اللبنيك الذى ينتج فى الخلايا العضلية (دورة باستير - ما يرهوف) . كما أنه من الممكن ان يتكون من البروتينات والأحماض الأمينية .

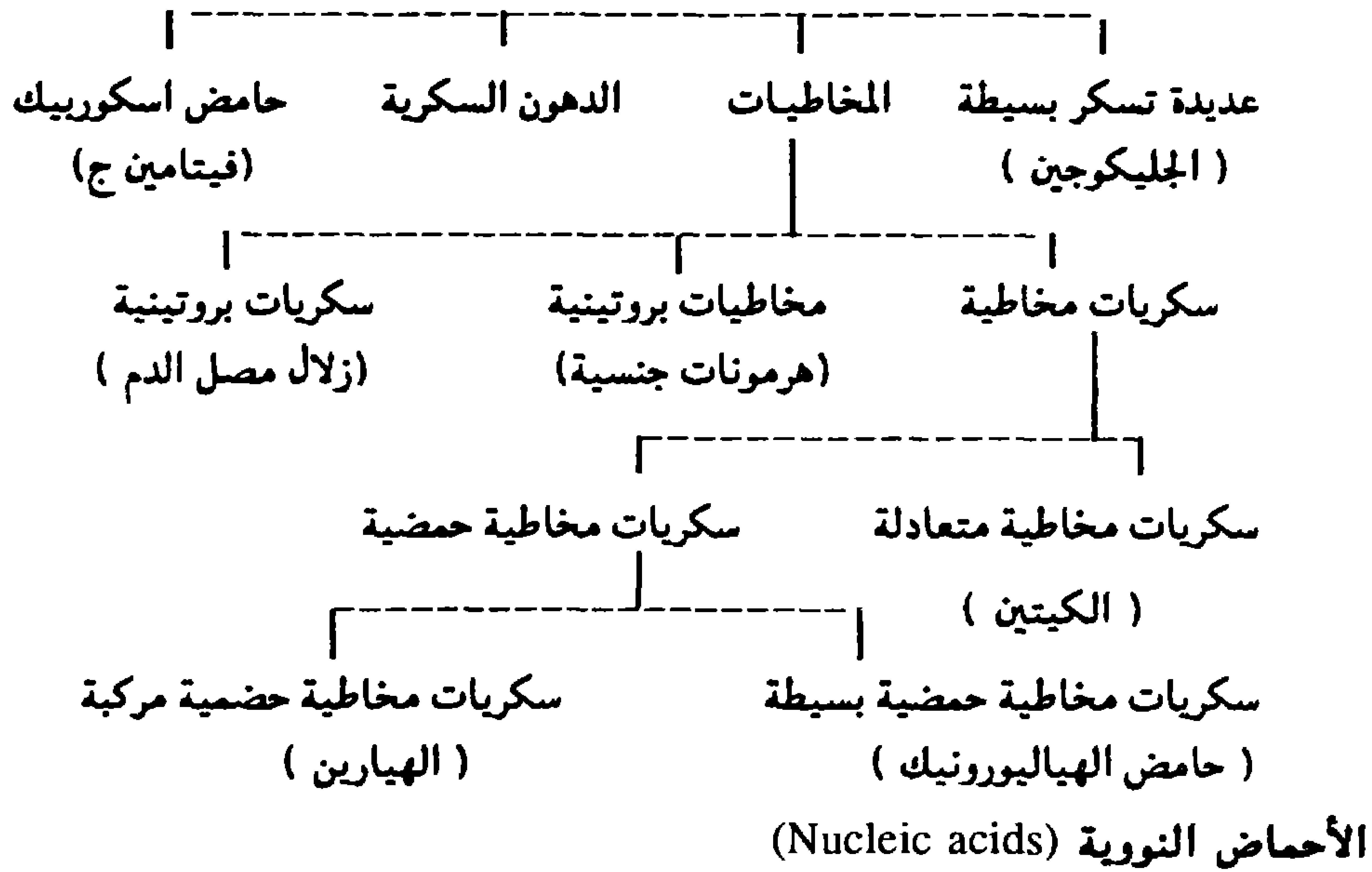
والجليكوجين قابل للذوبان الى حد ما فى الماء (١٥ - ٢٠ ٪) ومن الممكن أن يذوب فى البروتوبلازم . ومن الصعب توضيح الجليكوجين فى الخلايا الحية ولكن يمكن ترسيبه باستخدام بعض المثبتات ثم يوضع بعد ذلك هستوكيميائيا بواسطة تفاعل الأيودين الذى يعطى معه لونا أحمرا بنيا . وبالإضافة إلى ذلك ، فإن الجليكوجين يعطى لونا احمر مع صبغ بست كارمين (Best carmine) كما يعطى لونا بنفسجيا داكنا مع تفاعل حامض بيرايوديك (PAS) .

السكريات المخاطية والمخاطيات البروتينية والسكريات البروتينية :
Mucopolysaccharides, Mucoproteins and Glyscoproteins

تشمل هذه الأنواع على العديد من المركبات ذات الأهمية الكبيرة فى التنظيم الجزيئى للخلية والمواد بين الخلوية .

فالسكريات المخاطية الحمضية ، وعلى الأخص منها **حامض هياليورنيك** (hyaluronic acid) **وكبريتات الكوندريتين** (chondroitin sulphuri) **وكبريتات موكيتين** (mucoitin sulphuric acid) لها أهميـة خاصة من الناحيـة السيتولوجية . وتوجد هـذه المـواد الثلاث فى المـادة الموجـودة بين خلايـا الأنسجة الضامة حيث تؤدى وظيفة ربط الأجزاء المختلفـة وحمايتها . كما توجد هذه المواد أيضا فى الحبل السرى .

ويوجد حامض هياليورنيك فى السائل الزلالى فى المفاصل ، وفى الجسمين الزجاجى والمائى فى العين ، كما أنه يحيط بالكثير من الخلايا لحمايتها وإن كانت تسهل اذابته بواسطة إنزيم هياليورينيديز (Hyaluronidase) ويمكـن تلخيص المواد عديدة التسكر فيما يلى :



الأحماض النووية (Nucleic acids)

تكون المواد الكربوهيدراتية مع بعض المواد الأخرى مركبات معينة كالبروتينات والأحماض الأمينية وغيرها . ومن هذه المركبات ذات الأهمية الخاصة من الناحية السيتولوجية مجموعة الأحماض النووية .

والأحماض النووية مركبات كيماوية بالغة الأهمية ، وتوجد فى جميع الكائنات الحية على هيئة حامض أو على هيئة نوع آخر يسمى دى أكسى ريبونيوكليك (ح ر ن) "RNA" (Ribonucleic acid) . وقد تحتوى بعض الڤيروسات على حامض الريبونيوكليك فقط مثال ذلك ڤيروس الطباق الموزايكى (Tobacco mosaic virus) وڤيروس الشلل (Poliomyelitis virus) أو يحتوى بعضها على حامض دى اكسى ريبونيوكليك فقط كاكلات البكتريا (bacteriophages) والفاكسينيا (Vaccinia) وأدينوڤيروس (adenovirus) ؛ أما البكتيريا والحيوانات الراقية فتحتوى على كلا النوعين من الحامض النووى .

ويوجد ح د ن (DNA) فى النواة ويكون معظم التركيب الكروموسومى (حوالى ٩٠ - ٩٥ ٪) وذلك عندما تكون الخلية فى حالة انقســام . أما فى المرحلة البينية فيوجد ح د ن فى الكروماتين . وفى النـــواة يتحد ح د ن مع البروتينات (البيتونات والبروتامينات) مكونا البروتينات النووية .

أما ح ر ن (RNA) فإنه يوجد فى الستوبلازم كما يوجد فى النواة حيث يكون بكميات قليلة فى النويات والكروموسومات والكروماتين) بينما يوجد بنسبة عالية فى السيتوبلازم حيث يكون جزءا كبيرا من الريبوسومات .

مكونات الأحماض النووية : Components of nucleic acids

التركيب الكيميائى للأحماض النووية بالغ التعقيد ، وهى تتكون نتيجة ارتباط عدد كبير من الوحدات التى يطلق عليها **نيوكليوتيدات** (nucleotides) . وتتكون كل نيوكليوتيدة (من ثلاثة جزيئات ، جزئ سكر خماسى (ريبوز دى اكسى ريبوز) يتصل به من احد جانبيه جزئ حامض فسفوريك ، ويتصل به من الجانب الاخر جزئ نيتروجين قاعدى (بيورين او بيريميدين) .

ويطلــق علــى الســكر الخماســى والنيتروجين القاعدى فى النيوكليوتيدة اسم **نيوكليوسيد** . (nucleoside)

ويربط حامض الفسفوريك النيوكليتيدات معا عن طريق ربط السكر الخماسى فى كل نيوكليوسيدين متتابعين برابطة استرفوسفاتية (ester phosphate bond) .

ويشتمل **السكر الخماسى** على نوعين ، نوع لكل حامض من الحامضين النوويين : سكر ريبوز فى حالة الحامض النووى ريبونيوكليك ، وسكر دى أكسى ريبوز بالنسبة لحامض دى أكسى ريبونيوكليك . ولكل من النوعين من السكر حلقة خماسية تشتمل على خمس ذرات كربون .

وتشتمل **البيريميدينات** القاعدية (pyrimidine bases) بصورة أساسية على سيتوسين (cytosine)، ثيمين (thymene) ، يوراسيل(Uracil) . ويوجد السيتوسين فى كل من ح د ن ، ح ر ن بينما يقتصر وجود الثيمين على ح د ن ويقتصر وجود اليوراسيل على ح ر ن . وبذلك يختلف ح د ن عن ح ر ن ليس فقط فى تركيب جزيئ السكر ولكن أيضا فى واحد من البيريميدينات القاعدية .

وتشــمل **البيورينا القاعدية** (purine bases) علــى ادينيــن (adenine) وجوانين (guanine) وكلاهما موجود في ح د ن ، ح ر ن . ومن الناحية التركيبية أو التنظيمية العامه يتكون جزئ ح د ن من سلسلتين عديدتى النيوكليوتيدات تمتدان بعكس بعضهما ، وهما ملتويتان على شكل حلزونى تسير لفاته حول محور رأسى مفرد .

وتتصل السلسلتان معا عن طريق الروابط الهيدروجينية لنيتروجيناتها القاعدية تبعا لنظام خاص بحيث يرتبط الأدينين فى إحداهما بالثيمين فى الآخر والسيتوسين بالجوانين فى السلسلة المواجهة لها . ويجب ملاحظة أن تغير تتابع النيتروجينات القاعدية فى سلسلة ح د ن هو اساس المعلومات الوراثية .

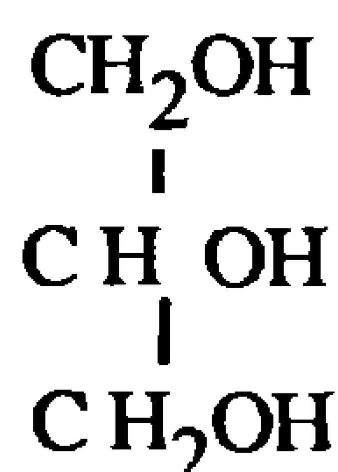
ويلعب ح ر ن دورا بالغ الأهمية فى تكوين البروتينات فى خلايا الجسم .

جـ - **الليبيدات** (Lipids) :

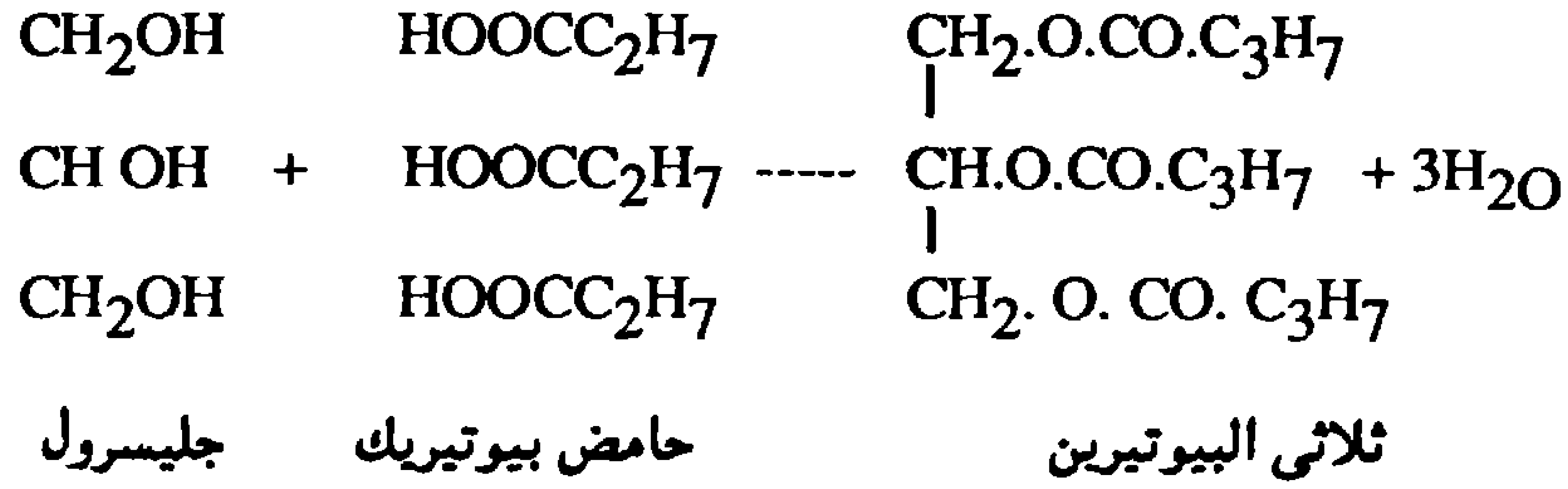
تضم المركبات الدهينة فى البروتوبلازم الدهون الحقيقية وعددا من المشتقات الأكثر تعقيدا كالفوسفوليبيدات وهى التى تحتوى على النيتروجين والفسفور - علاوة على الكربون والهيدروجين والأكسجين التى تتركب منها الدهون - والليبيدات غير قابلة تقريبا للذوبان فى الماء ولكنها تذوب فى المذيبات العضوية مثل البنزين وايثير البتروليوم والكلورفورم .

ويمكن تقسيم الليبيدات الى الأنواع التالية :

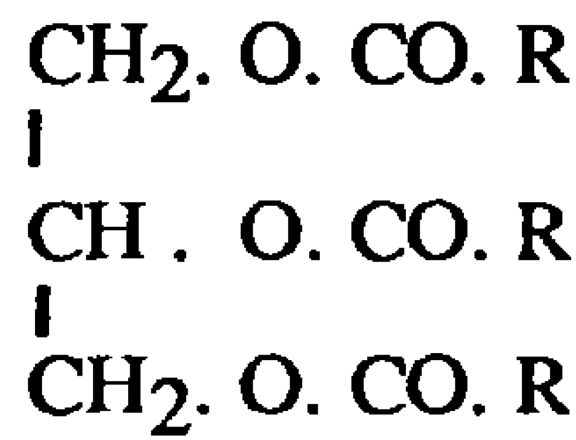
١ - **ليبيدات بسيطة** (simple lipids) وهى عبارة عن ايستيرات كحولية للأحماض الدهنية . وأهم هذه المركبات الدهون المتعادلة (neutral fats or glycerides) وتسمى عادة باسم الجليسريدات الثلاثية (triglycerides) وهى ايستيرات ثلاثية للأحماض الدهنية مع الجليسرول . والجليسرول كحول ثلاثى التميؤ (trihydric) تركيبه وصيغته الكيميائية هى :



ويتحد جزئ الجليسرول مع ثلاثة جزيئات من الحامض الدهنى مكونا جليسرول ثلاثى ، فمثـــلا يتحـــد مـــع ثلاثة جزيئـــات من حامـــض بيوتيريك (Butyric acid C_3H_7 COOH) مكونا ثلاثى البيوثيرين (tributyrin) وهو أبسط أنواع الدهون ، ويوجد فى الزبد .



وعلى ذلك تكون المعادلة العامة للدهون هى :



حيث تختلف R حسب نوع الحامض الدهنى الموجود .

وتعمل الجلسريدات الثلاثية كمخازن للطاقة وتشتمل بصورة أساسية على الدهون (الشحوم) والزيوت . وتكون الأولى فى الحالة الصلبة عند درجة ٢٠° مئوية بينما تكون الثانية فى الحالة السائلة عند هذه الدرجة . وعند التحلل المائى لهذه المركبات بواسطة مادة قلوية فإنها تعطى أحماضا دهنية .

٢ - السترويدات (Steroids) وتشتمل على بعض المواد مثل الهرمونات الجنسية وهرمونات قشرة الكظر وفيتامين د واحماض الصفراء .

وتعمل أحماض الصفراء على تمزيق البروتينات وتحويل الدهون إلى مستحلب ليسهل هضمها .

ويتكون كل ستيرويد من مجموعة حلقية أليفاتية (Aliphatic ring system) تشتمل على واحدة أو أكثر من الروابط الأليفاتية المزدوجة غير المشبعة وعدد من السلاسل الجانبية .

ويطلق على الستيرويدات التى تشتمل على مجموعة CH **ستيرولات** (Sterols) **والكوليسترول** (Cholesterol) أحد هذه الستيرولات واسعتالانتشار ويوجد فى الصفراء والمخ والغدد الكظرية وغيرها ، كما أنه المكون الرئيسى لدهن الصوف .

الأرجوسترول (Ergosterol) وهو استيرول موجود فى النبات ويوجد ايضا تحت الجلد ويتحول إلى ڤيتامين د المضاد للكساح تحت تأثير الأشـعة فوق البنفسجيـة فى الضوء .

٣ - **الليبيدات المركبة أو المرتبطة** (Complex or conjugated lipids) وتحتوى على النيتروجين أو الفسفور والنيتروجين بالإضافة إلى الكربون والهيدروجين والأكسيجين الموجودة فى الدهون . وعلى ذلك فعند تحلل الليبيدات المركبة فانها تعطى علاوة على الكحول والأحماض الدهنية مركبات أخرى . ومن أمثلة الليبيدات المركبة مايأتى :

أ - **الفسفوليبيدات** (Phospholipids) وهى دهون تحتوى على الفسفات والنيتروجين مثل **الليسيثين** (Lecithin) **والسفالين** (Cephalin) **وسفينجوميلين** (Sphingomyelin) واسيتال الفسفوليبيدات (acetal phospholipids) .

ب - **الجليكوليبيـــــدات** (Glycolipids) أو الســـــريبروســـــيدات (Cerebrocides)وهى عبارة عن أحماض دهنية متحدة مع النيتروجين ومحتوية على مواد كربوهيدراتية . وتوجد الفسفوليبيدات والسريبروسيدات فى الأنسجة العصبية بصورة خاصة كمكونات رئيسية فى الميلين .

٤ - **الكاروتينويدات** " الليبوكرومات " (Carotenoids or lipochrones)

وهى صبغات خلوية حمراء وبرتقالية اللون لا تذوب فى الماء ولكنها تذوب فى المذيبات الدهنية ، ومنها الكاروتين (Carotene) الموجود فى الجزر والحشائش والزانثوفيل (Xanthophyl) فى الألياف وڤيتامين أ وصبغ صفار البيض .

٥ - **ليبيدات أخرى** (Other lipids) وذلك تمل زانثوسيانين (Anthocyanin) الموجود فى النبات وشبيهات الميلانين الفينولية المتبلمرة والتى تذوب فيالمذيبات العضوية .

الدهون المرئية والمقنعة (Visible and masked lipids)

ومن الناحية السيتولوجية فإن من الأمور بالغة الأهمية هو التمييز بين الليبيدات المرئية والليبيدات المقنعة . وتعرف الأنواع الأولى بأنها تلك التى يمكن توضيحها مباشرة كقطرات مضيئة تعمل على انكسار الضوء وتعطى نتائج موجبة عند الكشف عن الدهون باستخدام الصبغات الدهنية أو رباعى الأوزميوم . أما الليبيدات المقنعة فإنها لا تعطى

تفاعلا موجبا مع الطرق المذكورة آنفا إلا إذا تم تحرره أو إزالة الأقنعة البروتينية عنها بواسطة الإنزيمات الخاصة بتحليل البروتينات .

أهمية الدهون فى الأنسجة الجسمية :

Significance of lipids in body tissues

تتوقف أهمية الدهون والدور الذى تلعبه فى الأنسجة الجسمية على موقعها وطريقة تواجدها فى تلك الأنسجة . فالجليسريدات تعمل كمخازن للطاقة الحرارية (أي يعتمد عليها الحيوان كمصدر للطاقة فى صورة حرارة) كمما توفر الحماية ضد البرودة وأى أذى يلحق بالجسم . ويلعب الليسيثين دورا هاما فى المناشط الأيضية فى الكبد . وتوجد الفسفوليبيدات والسريبروسيدات بصفة أساسية فى النسيج العصبى كمكونات للميلين . وتعمل أحماض الصفراء على تحويل الدهون إلى مستحلب ، وبذلك تساعد فى هضمها . والكوليسترول هام فى تنظيم الخواص الميكانيكية للشعر وبشرة الجلد.

وتوجد الدهون فى كثير من أنسجة الجسم وفى مخازن الدهون حيث يكون الدهن مختزنا فيها على هيئة دهون متعادلة (جليسريدات ثلاثية) بينما تتكون دهون الأنسجة من نوعين ، دهون متعادلة وفسفوليبيدات حيث يوجد النوع الأول على هيئة دهون مختزنة بينما يوجد النوع الثانى كتركيب دهنى أساسى فى مادة البروتوبلازم .

وفى حالة الجوع ، تتناقص كمية الدهون المتعادلة فى الأنسجة بشكل واضح بينما لا تكاد تتأثر الفسفوليبيدات . فعلى سبيل المثال ،تظل محتويات أنسجة المخ من الفسفوليبيدات عند معدل مرتفع أثناء الصوم أو الجوع وذلك لأن الفسفوليبيدات فى أنسجة المخ ليست دهنا مختزنا ولكنها مواد ضرورية للمناشط الحيوية لهذه الانسجة .

ومن ذلك يتضح انه يمكن تصنيف الدهون تحت قسمين رئيسيين :

أ - **دهون دائمة** (Constant fats) : وهى الفسفوليبيدات ، بصورة رئيسية وهذه لا تختفى أثناء الجوع .

ب - **دهون متغيرة** : (Variable lipids) وتمثل الدهون المختزنة والتى يستخدمها الجسم اثناء الجوع أو الصيام . وقد أظهرت البحـــوث الحديثة ان الفسفوليبيدات ، خاصة فى الكبد ، قد تختزن على هيئة مركبات معقدة من الفسفوليبيدات والبروتينات المتحدة مع الأحماض النووية (nucleoproteins) وتلعب هذه

المركبات دورا رئيسيا فى عملية الأيض (Cellular metabolism) وقد تستخدم أثناء الجوع أو الصيام .

ويزداد معدل الدهون فى الكبد بشكل واضح فى بعض الأحوال كحالات التسمم بالزرنيخ أو الفسفور أو رباعى كلوريد الكربون أو بعض العقاقير الأخرى أو الإصابة بحالات مرضية معينة . ويلعب الكبد على وجه العموم دورا بالغ الأهمية فى عملية الأيض الخاصة بالدهون ، فيحتوى الكبد العادى على حوالى ٤ ٪ ليبيدات منها ٢٥ ٪ دهون أساسية ، ٧٥ ٪ فسفوليبيدات . ويزداد معدل الدهون فى الكبد خلال الفترات الأولى للتصويم أو التجويع وذلك لأن المواد الدهنية ترد من مخازن الدهون فى الجسم إلى الكبد لأكسدتها . وعندما يستنفذ الدهن المخزون فإن المحتوى الدهنى للكبد يأخذ تدريجيا فى النقصان .

المكونات غير العضوية فى الخلايا : Inorganic components of the cells

توجد المحتويات غير العضوية فى البروتوبلازم على هيئة أملاح متحدة مع البروتينات أو الكربوهيدراتات او الليبيدات . وقد تتحد مع الأحماض الأمينية مكونة هرمونا (مثل الثيروكسين) ، أو مع البروتينات مكونة مركبات معينة مثل الهيموجلوبين (الحديد) او السيتوكروم (الحديد) أو الهيموسيانين (النحاس) وغيرها ، كما تتحد مع البيورينات او البريميدينات والسكر الخماسى فى النيوكلوتيدات (Nucleotides) .

وتتحلل الأملاح إلى أنيونات (anions) مثل الكلور (كل :- cl^-) وكاتيونات (cations) مثل الصوديوم (ص$^+$ Na^+) والبوتاسيوم (بو$^+$: K^+) وهى مهمة جدا فى تنظيم الضغط الأسموزى والمحافظة على التوازن الحمضى - القاعدى للخلية .

ويختلف تركيز الأيونات المختلفة فى المادة داخل الخلية وخارجها ، فعلى سبيل المثال تحتوى الخلية على نســبة مرتفعــة من البوتاسيوم - بو$^+$ (K^+) ، المنجنيز - م$^{++}$ (Mg^{++}) ، بينما يوجد كل من ص+ ، كل - بصورة أساسية فى السائل الموجود خارج الخلايا . والأنيون (anion) السائد فى الخلايا هو الفوسفات ، كما يوجد أيضا بعض البيكربونات .

ويوجد الكالسيوم فى الدم وفى الخلايا على هيئة أيونات طليقة . أما فى حالة العظم فيوجد الكالسيوم متحدا مع أيونات الفسفات والكربونات ، وتوجد أيونات الفوسفات أيضا فى الدم وفى سوائل الجسم ، ويوجد معظمها متحدا مع الليبيدات مكونا الفسفوليبيدات ، ومع السكر الخماسى والنيتروجينات القاعدية فى النيوكلوتيدات ، كما يوجد متحدا مع البروتينات . وبالاضافة إلى هذا فإن أنسجة الجسم يوجد بها أيونات أخرى مثل الكبريتات والكربونات والبيكربونات والمغنسيوم والأحماض الأمينية .

وفى بعض الأجزاء يكون الحديد غير متأين كما هو الحال فى الهيموجلوبين والسيتوكرومات وبعض الانزيما كأنزيم **كاتاليز** (Catalase) **وسيتوكروم اكسيديز** (Cytochrome oxidase) .

ويجب أن يتوافر عدد من الأيونات المختلفة بصورة متوازنة حتى يمكن التحفاظ على الأنشطة الخلوية العادية .

المـــاء (Water) :

يلعب الماء دورا بالغ الأهمية فى حياة الخلية . ولا توجد مادة تفوق أهميتها أهمية الماءفى الكائن الحى . فهو يعمل كمذيب طبيعى للأيونات المعدنية وغيرها . وهو وسط للتفاعلات الحيوية ويشـــارك فى التفاعلات عن طريق التحلل المائى (التميؤ hydrolysis) أو الانتزاع المائى (dehydration) . ويعمل الماء كوسط تشتتى أو انتشارى له أهمية كبيرة بالنسبة للطبيعة الغروية للبروتوبلازم .

والماء مهم أيضا بالنسبة لعمليات تبادل المواد بين الخلية والوسط المحيط بها ، كما فى حالة عمليات التبادل التى تتم بين الخلايا واللمف .

ويستعمل الماء فى امتصاص الحرارة نظرا لما يتميز به من معامل حرارى مرتفع وبذلك فانه يمنع حدوث تغيرات شديدة فى درجات الحرارة تضر بالخلية .

ويكون الماء حوالى ٧٥ - ٨٥ ٪ من وزن البروتوبلازم . وتختلف كمية الماء فى الخلية اختلافا كبيرا تبعا للظروف المختلفة كما تختلف من نسيج إلى آخر . كذلك تتغير كمية الماء فى الخلايا تبعا للعمر ففى مراحل العمر المتأخرة تكون كمية الماء أقل عنها فى مراحل العمر المبكرة .

ويوجد الماء بصورة طليقة (free) أو مرتبطة (bound) فى أنسجة الكائن الحى . ويمثل الماء الحر أو الطليق حوالى ٩٥ ٪ من الكمية الإجمالية للماء فى الخلايا وذلك باستثناء خلايا العظام ، ويعمل هذا الماء كمذيب أساسى وكذلك كوسط للتفاعلات الحيوية فى الخلية ، أما الماء المرتبط (٥ ٪ تقريبا من كمية الماء الكلية فى الخلية) فانه يكون بصورة أساسية - مرتبطا بالمجموعات القطبية للبروتينات ، وبعبارة أخرى فان كمية معينة من الماء توجد مرتبطة "bound" فى التركيب الغروى للبروتوبلازم ويجب اعتبار هذا الماء جزءا مكملا للجهاز الحيوى للجسم .

ويقاوم الماء المتحد تأثيرات الحرارة المنخفضة حيث يبقى سائلا غير متجمد بينما يكون الماء الطليق قد تبلور . ويبدو أن هذا التبلور هو الذى يتسبب فى موت البروتوبلازم فى درجات الحرارة المنخفضة .

الخصائص الطبيعية (الفيزيقية) للبروتوبلازم :

Physical characteristics of protoplasm

البوتوبلازم جهاز غروى معقد وذلك لأنه يشتمل على خصائص الغرويات . وتتركب المادة الغروية (colloid) من حبيبات بالغة الدقة تسمى **المادة المنشرة** أو الوسط المنتشر (dispersed phase) معلقة (أو عالقة) فى مادة أخرى يطلق عليها **الوسط الدائم** او الوسط الانتشارى (Continuous phase or dispersion medium) .

وتختلف المواد المذابة عن بعضها بالنسبة لقابليتها للانتشار خلال الأغشية العضوية . فبعض المواد مثل محاليل السكريات والأملاح تنتشر بسهولة خلال هذه الأغشية ، بينما مواد أخرى مثل محاليل النشا أو بياض البياض أو الجيلاتين لا تعبر خلال تلك الأغشية . ويطلق على محاليل النوع الأول **المحاليل البلورية** (crystalloids) وعلى الثانية **المحاليل الغروية** (colloids) . وتعطى لمحاليل الغروية عند تبخرها كتلا ليس لها شكل معين بينما يتخلف عن المحاليل البلورية بلورات لها أشكال مميزة .

ويوجد نوعان من الغرويات : نوع يعرف بالمعلقات(suspensoids) مثل الحبر الهندى وفيه تكون حبيبات الكربون الدقيقة المكونة للمادة المنتشرة معلقة فى السائل ، أما النوع الثانى فهو **المستحلب** (emulsoid) ويكون فيه كل من الوسط المنتشر والوسط الانتشارى سائلا كما فى اللبن الذى يتكون من حبيبات دهنية (القشدة) معلقة فى الماء . وعلى الرغم من أن كلا المادتين سائلتان إلا أنهما لا يختلطان معا .

وفى معظم المستحلبات يستطيع الوسطان أن يتبادلا مكانيهما أى أن المادة المستحلبة يمكن ان تتغير من حالة إلى حالة أخرى مثل محلول الجيلاتين فى الماء . هذا المحلول عند درجة حرارة معينة يكون الوسط الانتشارى فيه هو الجيلاتين ، وفى هذه الحالة تكون المادة الغروية فى حالة أقرب للصلابة (هلامية القوام) ويطلق عليها جل (gel) . وعند ما ترتفع درجة الحرارة يصبح الماء هو الوسط الانتشارى ويتحول المحلول الغروى إلى حالة أقرب الى السيولة . ويطلق علـــى هذه الحالة السائلة صُلْ (sol) . ويتميز البروتوبلازم بنفس هذه الخاصية بمعنى انه تحت تأثير بعض المؤثرات الداخلية أو الخارجية يستطيع ان يتحول من الحالة الصلبة إلى الحالة السائلة والعكس بالعكس ، وعلى ذلك فإن البروتوبلازم **مستحلب انعكاسى** (reversible emulsoid) . وبعبارة أخرى فإن قوام البروتوبلازم قد يختلف فى الخلايا المختلفـــة ، كما أنه يختلف من لحظة إلى أخرى فى الخلية الواحدة من حالة السـيولة إلى حالة الصلابة . وهذا التغير انعكاسى (منعكس) ويطلق عليه الحالة " الجيلاتينية العكسية " أى القابلة للانعكاس sol --- gel (reversible gelation) . وهذا التحول الانعكاس (أو العكسى) هو أساس الحركة الأميبية .

وتكمن الأهمية البالغة للبروتوبلازم كمحلول غروى فى أنه يحتوى على عدد كبير جدا من حبيبات بالغة الدقة معلقة فى وسط انتشارى وينتج عن هذا وجود سطح متسع جدا بين الحبيبات المنتشرة والوسط الانتشارى ، ولما كانت جميع التفاعلات تحدث على هذه الأسطح فإن الطبيعة الغروية للبروتوبلازم تكون بذلك بالغة الأهمية .

وبالنسبة لبناء البروتوبلازم أو هيكله العام فهناك عدة نظريات :

النظرية الأولى (النظرية الليفية أو الخيطية (fibrillar theory) وترى أن البروتوبلازم يتكون من الياف متصلة تكون تركيبا شبكيا فى الخلية ، وتحاط هذه الشبكة بالسائل مثل الاسفنج فى الماء . ويعتقد بعض العلماء أن الخيوط غير متصلة .

وجاءت بعد ذلك **النظرية الحويصلية** (alveolar theory) وتعتبر أن الجزء الأكثر صلابة فى البروتوبلازم يكون ما يشبه الرغاوى (foam) وفيه يحصر السائل فى تجاويف او حويصلات .

والنظرية الثالثة هى **النظرية الحبيبية** (granular theory) وترى أن البروتوبلازم يتكون من حبيبات (أجسام التمان) معلقة فى سائل .

إلا أنه قد وجد أن توزيع البروتوبلازم على هيئة خيوط أو حويصلات أو حبيبات ما هو إلا نتيجة لتجلط البروتينات تحت تأثير عوامل معينة ، وعلى ذلك فان أية دراسة للبروتوبلازم يجب أن تجرى على الخلية الحية .

الفصل الرابع

التركيب العام للخلية الحيوانية

GENERAL STRUCTURE OF THE ANIMAL CELL

يمكن تعريف الخلية الحيوانية على أنها كتلة من البروتوبلازم محاطة بغشاء رقيق وتحتوى على نواة أو أكثر على الأقل فى مرحلة معينة من مراحل تكينها . ويطلق على البروتوبلازم الذى يكون جسم الخلية " السيتوبلازم " (cytoplasm) أو " السيتوسوم " (cytosome) بينما يطلق على جزء البروتوبلازم الذى يكون النواة كاريوبلازم (karyoplasm) .

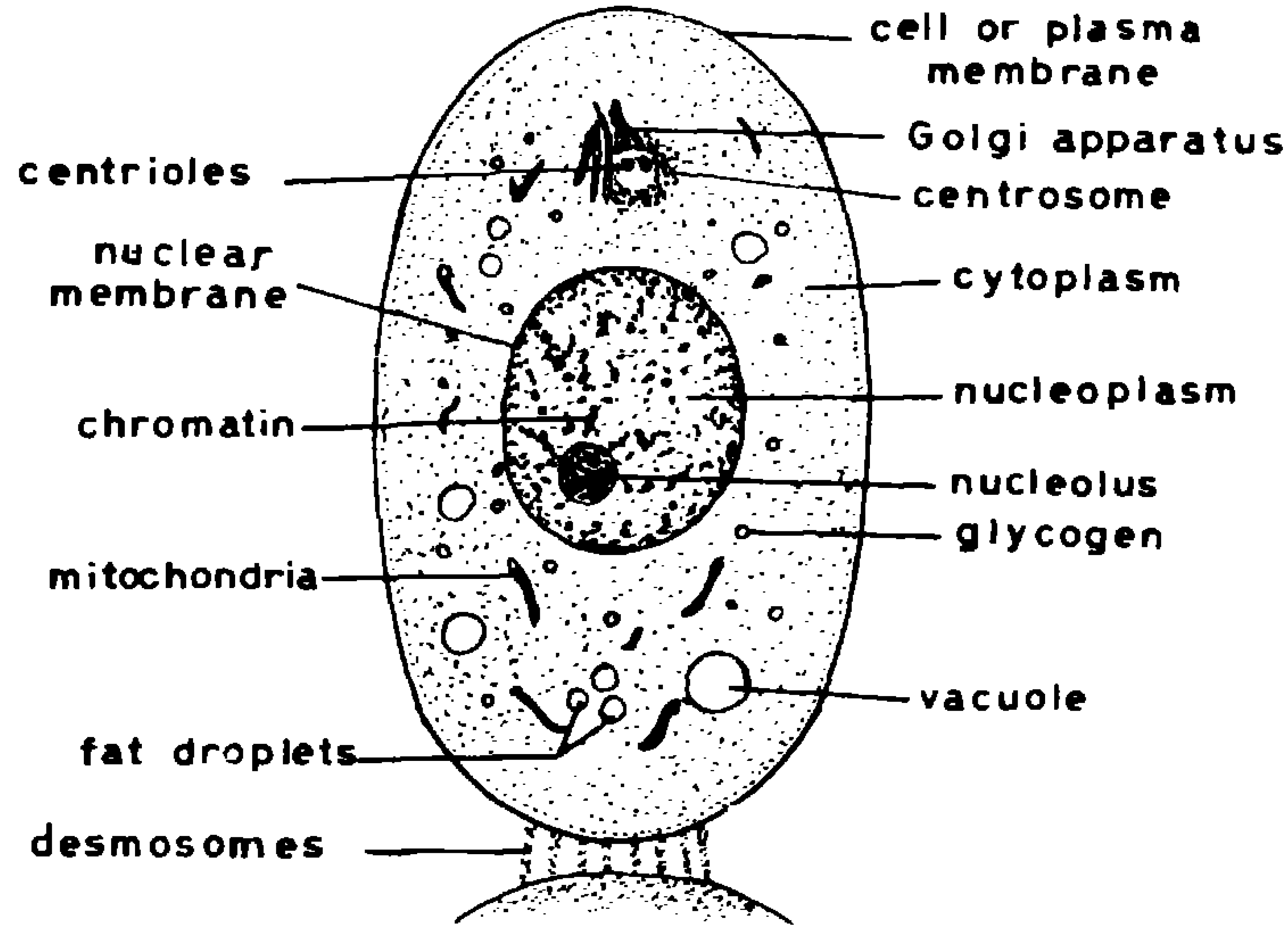
وقد وجد أنه فى أى نوع من الحيوانات تكون هناك علاقة معينة بين حجم النواة وحجم السيتوبلازم يطلق عليها النسبة " النووية السيتوبلازمية " :- nuc.eocyto (plasmic ratio, or karyoplasmic ratio) . وقد اكتشف ذلك فى الاوليات ثم امتد بعد ذلك إلى الحيوانات الأخرى . وتنطبق هذه العلاقة على الخلايا المتجانسة (أى التى تكون من أصل واحد وتؤدى نفس الوظيفة) كما فى يرقات قنفذ البحر سواء نتجت عن بويضات مخصبة أو بويضات غير مخصبة . هذا ، وقد تختلف هذه النسبة نتيجة للظروف المختلفة . وللنسبة النووية السيتوبلازمية أهمية كبيرة فى حياة الخلية ، وقد تكون من بين العوامل التى تتسبب فى انقسام الخلية .

ويختلف شكل الخلايا وتركيبها تبعا لموقعها فى الجسم وما تقوم به من وظائف مختلفة . فبعضها شكله متغير مثل كرات الدم البيضاء ، وبعضها له شكل ثابت كالخلايا الطلائية والعصبية . ويتوقف شكل الخلية على عـــدة عوامل منها الأنشطة الوظيفية ودرجة لزوجـــة البروتوبلازم والتـــوتر السطحى والضـــغط الميكانيكى الناشئ من الخلايا المجاورة .

وتختلف الخلايا أيضا من ناحية أحجامها ، فالخلايا الحمراء قطرها حوالى ٧٫٥ ميكرون ، بينما يتراوح قطر الخلايا الأخرى فى جسم الإنسان بين ٢٠٠ ميكرون و ١٥٫٠٠٠ ميكرون . ويلاحظ أن بعض الخلايا يكون كبير الحجم بحيث يمكن رؤيته بالعين المجردة مثل بيضة الطيور ، كما أن بعض الحيوانات الكبيرة قد يصل فيها طول الخلية العصبية الى عدة اقدام . وجدير بالذكر أن عمر الخلية ووظيفتها من أهم العوامل التى تتحكم فى حجم كل من الخلية والنواة .

السيتوبلازم (The cytoplasm)

يطلق لفظ سيتوبلازم او سيتوسوم على جميع البروتوبلازم الموجود خارج النواة ، ويحده من الخارج غشاء الخلية Plasma membrane or plasmalemma الذى يمثل المنطقة الخارجية الحية للبروتوبلازم وهو عادة لا يرى بالميكروسكوب الضوئى . وغشاء الخلية غشاء رقيق يلعب دورا هاما فى عملية تنظيم تبادل المواد بين الخلية وما يحيط بها . وتوجد خارج هذا الغشاء فى بعض الخلايا مادة ميتة عبارة عن مادة افرازية ، تعرف هذه المادة باسم الغلاف الخارجى (extraneons coat) فى الخلايا الحيوانية ، بينما فى الخلايا النباتية تعرف هذه المادة بجدار الخلية (cell wall) .



(شكل ١٧)
خلية حيوانية نموذجية كما تُرى بالميكرسكوب الضوئى

ويبدو **السيتوبلازم الأساسى** (fundmental or ground cytoplasm) والذى يطلق عليه أيضا **هيالوبلازم** "hyaloplasm" على هيئة مادة متجانسة تحتوى على تراكيب حية مثل أجسام جولجى (Golgi bodies) والميتوكندريا (mitochondria) والجسم المركزى (cell centre) وهذه التراكيب عبارة عن أجزاء متخصصة من المادة الحية ويطلق عليها **العضيات** (organoids or organelles) . وبالإضافة إلى تلك التراكيب الحية يوجد فى الستوبلازم مواد غير حية تكونها الخلية أى تتكون نتيجة لنشاط

البروتوبلازم أى انهـــا غيـر بروتـوبلازميــة وتظهـــر بصـــورة مـــؤقتة وتســـمى ميعابلازم (metaplasm or paraplasm or inclusions) وتمثل هذه المكونات موادا متراكمة تصنعها الخلية أو تظهر نتيجة لعمليات الهدم الخلوية أو تكون موادا غذائية محتواه فى الخلية . وتشتمل المكونات غير الحية على قطرات الدهن وحبيبات الإفراز وقطرات المح والجليكوجين وحبيبات صبغيـــــة وبلورات أو اجســـام غريبـــة كالميكروبـــات والحطام الخلوى (cell debris) وغيرها . وقد تحتـــوى الخلايـــا أيضـــا ، وبخاصة المســـنة منها على فراغات (vacuoles) أو حويصلات (vesicles) مختلفة الأحجـــام وممتلئـــة بسائل أو غاز .

وعند فحص الخلية بالميكروسكوب الالكترونى يظهر فى السيتوبلازم الأساسى أو الهيالوبلازم تركيب دقيق يسمى الشبكة الاندوبلازمية (endoplasmic reticulum) وهو جهاز يتكون من أنابيب وفجوات محاطة بأغشية رقيقة . وبذلك تقسم هذه الشبكة السيتوبلازم الأساسى إلى منطقة داخلية (متمثلة فى هذه الفجوات المختلفة) ويفصلها غشـــاء رقيـــق (غشاء الشبكة الاندوبلازمية) عن المنطقـــة الخارجيـــة وهى الهيالوبلازم او الســـيتوبلازم الأســـاسى أو المـــادة الخلالية للسيتوبلازم (hyaloplasm or cytoplasmic matrix) . وهذا الهيالوبلازم أو السيتوبلازم الاساسى هو الذى يحيط بالتراكيب الحية الموجودة فى الخلية مثل جهاز جولجى والميتوكندريا والشبكة الاندوبلازمية وغيرها

النواة (The nucleus)

تحتوى النواة فى المرحلة البينية interphase (المرحلة الواقعة بين انقسامين متتالين) على الكروماتين (chromatin) ، ويطلق على الأجسام الكبيرة من هذه المواد الكروماتينية المراكز الكروماتينية (chromocentres) او النويات الكروماتينية (karyosomes) أو النويات غير الحقيقية (false nucleali) وذلك لأنها شبيهة من الناحية المورفولوجية ببعض النويات . وتشـــاهد المواد الكروماتنية موزعة خلال العصارة النووية (بروتوبلازم النواة nucleoplasm) . بالإضافة إلى ذلك يوجد فى النواة جسم صغير كروى الشكل يسمى بالنوية (nucleolus) وقد توجد فى النواة نويتان أو اكثر . وتختلف النواة عن الأجسام الكروماتينيـــة فى بعض الخواص الصبغـــية وكذا فى

التركيب الكيماوى . ويحيط بالنواة غلاف نووى (nuclear envelope) أو غشاء نووى (nuclear membrane) .

ويطلق على الخلية التى سبق وصفها الخلية النموذجية وهى التى يوجد فيها النواة والسيتوبلازم بتراكيبه الخلوية . وتعردف مثل هذه الخلية التى تحتوى على نواة محددة مخلية ذات **نواة حقيقية** (eukaryotic cell) . أما إذا لم تحتو الخلية على غشاء نووى ، مما يجعل المادة النووية على اتصال مباشر ببقية البروتوبلازم ، فان الخلية عندئذ يطلق عليها **خلية بدائية النواة** (prokaryotic cell) مثال ذلك البكتريا وبعض الطحالب ومعظم الفيروسات .



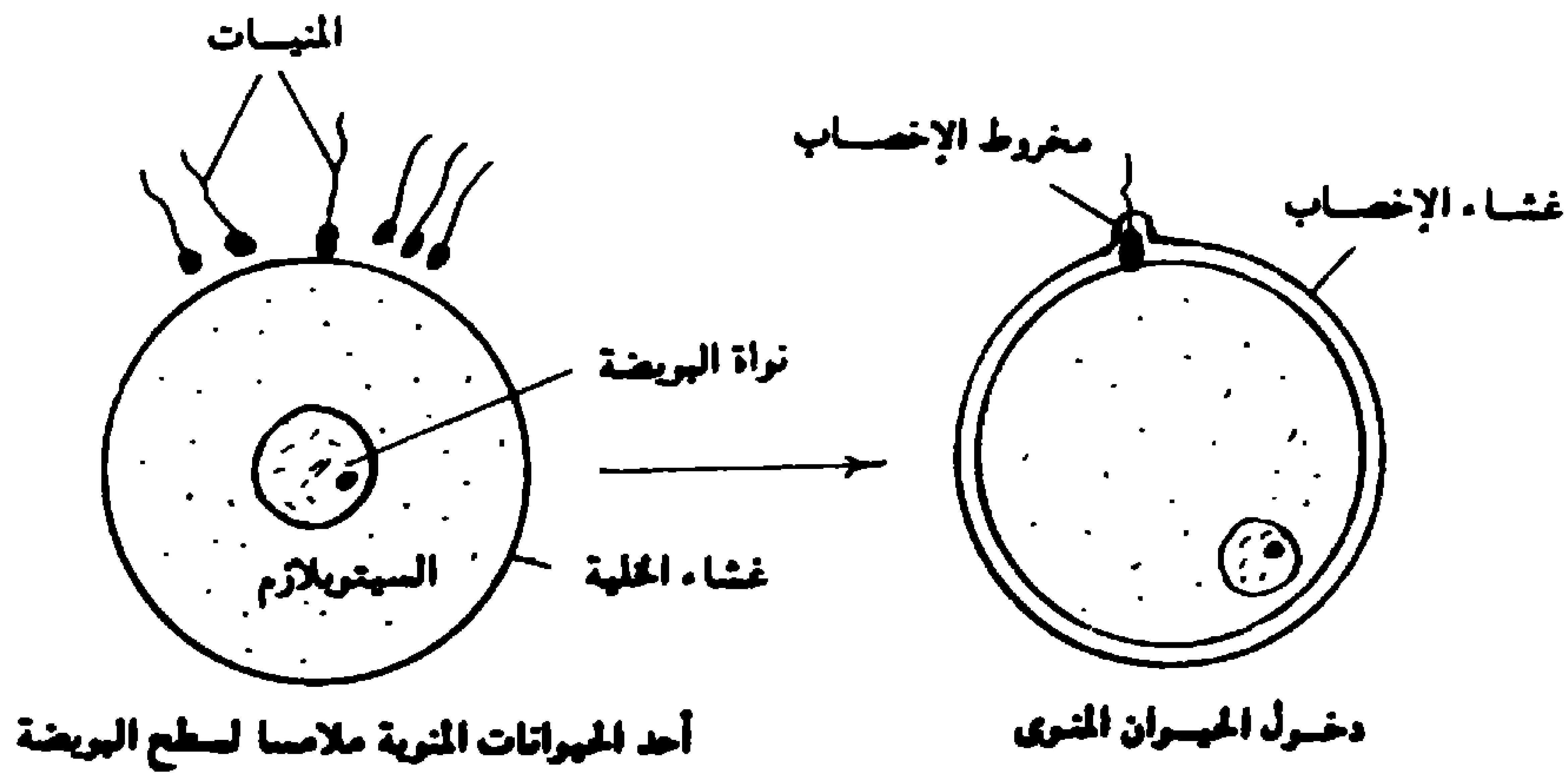
(شكل ١٨) الميتوكوندريا كما يوضحها الميكرسكوب الالكترونى

الفصل الخامس

غشاء البلازمة (غشاء الخلية) The plasma membrane

من المسلم به منذ عام ١٨٥٥ أن الغشاء المحيط بالخلية أو، غشاء البلازمة أو ما يسمى أحيانا **غشاء الخلية** (Plasma membrane or cell membrane) يلعب دورا أساسيا فى حياة الخلية . وهذا الغشاء حاجز نفاذ يتحكم فى مرور الجزيئات والأيونات بين السيتوبلازم والوسط المحيط به .

وعلى الرغم من أن غشاء البلازمة رقيق جدا لدnجة أنه لا يمكن رؤيته بالميكروسكوب العادى ، إلا أن العلماء قد تحققوا من وجوده عن طريق استخدام أدوات الجراحة متناهية الدقة . فعلى سبيل المثال عندما ثقبت الخلية بابرة دقيقة فان السيتوبلازم قد تدفق (سال) إلى خارج الخلية مما يدل على وجود غشاء يحيط بالخلية هو الذى تسبب عندما ثقب فى مرور السيتوبلازم الى خارج الخلية . كذلك عندما حقنت الخلية ، عن طريق أنبوبة شعرية دقيقة بصبغ معين ، فإن المادة الملونة ظلت داخل الخلية ولم تغادرها إلى خارجها .



(شكل ١٩)
غشاء البويضة قبل وبعد اختراق الحيوانات المنوية

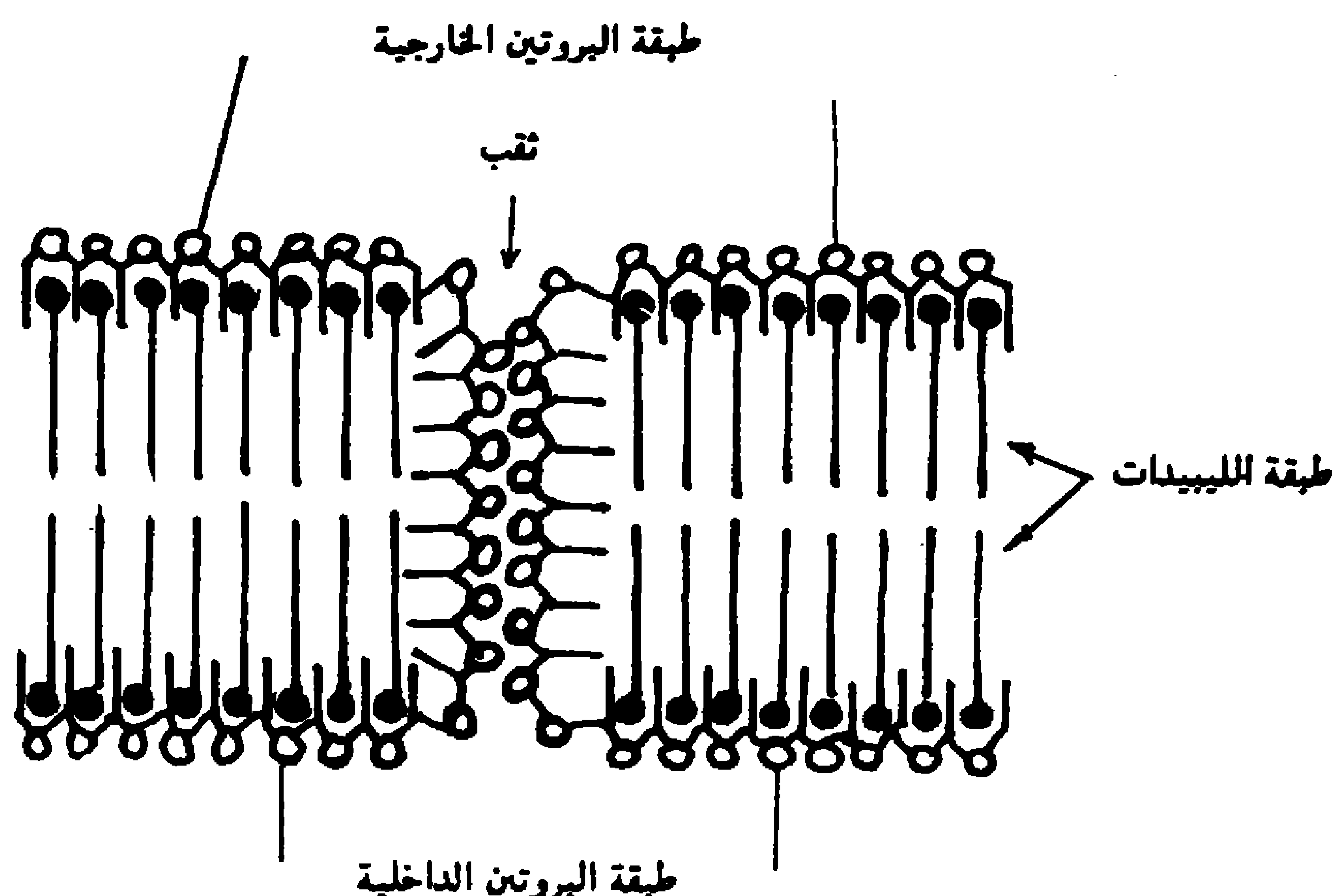
وفى بعض الأحيان يمكن تمييز غشاء الخلية كتركيب محدد كما هو الحال فى بيض قنفذ البحر حيث يتبع اختراق الحيوان المنوى لسطح البويضة انفصال غشاء رقيق عند سطح الخلية البيضية ، وهذا الغساء (وهو عبارة عن غشاء الخلية) يتغلظ مكونا غشاء الإخصاب (شكل ١٩) الذى يعمل على منع دخول حيوانات منوية أخرى إلى الخلية المخصبة ويعرف الفراغ الواقع بين هذا الغشاء وسطح البيضة **بالحيز المحيط بالمح** (perivitelline space) .

ويوجد بجانب غشاء الخلية ، فى كثير من الخلايا النباتية جدار سميك متميز يغطى غشاء الخلية أو يلتصق به ، أما المادة التى تشاهد بين الخلايا الحيوانية وتفصلها عن بعضها ، والتى كان يعتقد أنها غشاء الخلية ، فهى ليست سوى مادة تعمل على ترابط الخلايا ببعضها ، وتعرف هذه المادة باسم **الغلاف الخارجى** (exteraneous coat) .

تركيب الغشاء الخلوى Structure of the plasma membrane :

أوضحت الدراسات التى تمت منذ أمد بعيد أن غشاء البلازمة يتكون من طبقة رقيقة من الليبيدات . وقد استنتج ذلك من دراسة حالات النفاذية فى بيض قنفذ البحر وخلايا (كرات) الدم الحمراء والألياف العضلية . وقد أوضحت الدراسات أن نفاذ جزئيات المادة داخل الخلايا عبر الأغشية الخلوية يعتمد إلى حد كبير على مدى قابليتها للذوبان فى الدهون . فكلما كانت هذه المواد أشد قابلية للذوبان فى الدهن كلما كان نفاذها الى داخل الخلايا أسرع ، فعلى سبيل المثال فإن **اليوليا** (urea) **والأثير** (ether) تنفذ إلى الداخل بسرعة فائقة ، وينفذ **الجليسرول** (glycerol) بصورة معتدلة بينما هناك مواد اخرى مثل **الجالاكتوز** (galactos) لا تنفذ إطلاقا داخل الخلية . ثم أوضحت الدراسات البيوكيمائية (الكيمياء الحيوية) وجود البروتين فى غشاء البلازمة . ويستدل على وجود البروتين الليفى فى هذا الغشاء من خصائصه الطبيعية (الفيزيقية) مثل المرونة وقابليته الميكانيكية للتمدد والارتخاء وتوتره السطحى .

وقد أوضح بعض الباحثين أن تنظيم جزيئات الليبيدات والبروتينات فى غشاء الخلية يكون بصورة معينة ، حيث تمتد الجزيئات البروتينية بمحاذاة سطح الغشاء وتتشعع منها جزيئات الليبيدات (أى ان جزئيات الدهون تترتب قطريا) ، غير أن **دانيللى** (Danielli) اقترح فى عام ١٩٥٢ نظرية أخرى فى هذا الشأن مقتضاها أن الليبيدات مترتبة على هيئة طبقتين من الجزيئات تحيط بهما من الخارج طبقة بروتينية وتبطنها من الداخل طبقة بروتينية أخرى . وتكون كل من الطبقتين البروتينيتين من سلاسل عديدة



(شكل ٢٠) التنظيم الجزيئى لغشاء الخلية (دانييلى - ١٩٥٤)

الجزيئات .

ويبلغ طول كل سلسلة حوالى ٥٠ ميلليمكرون وتربطها ببعضها روابط هيدروجينية تعمل على ترابط اجزاء غشاء الخلية ببعضها . وتعتبر هذه السلاسل من الجزيئات هى المسئولة إلى حد كبير عن مرونة غشاء البلازمة وقوته الميكانيكية .

وفى عام ١٩٥٤ عدل دانيللى نظريته السابقة وأعلن أن غشاء البلازمة يتكون من طبقتين من البروتين تفصلهما طبقة مزدوجة من جزئيات الليبيد ، وأن طبقة الليبيد ليست مستمرة ولكن يتخللها ثقوب خاصة (قطر الثقب حوالى ٧ -٨ انجستروم) وتسمح هذه الثقوب بمرور المواد غير الدهنية إلى داخل الخلية .

وقد أكد الميكروسكوب الالكترونى وجود هذه الثقوب فى غشاء البلازمة .

وفى عام ١٩٥٩ أعلن روبرتسون (Robertson) ان غشاء البلازمة يظهر فى الميكروسكوب الالكترونى كتركيب ثلاثى الطبقات يتكون من شريطين كثيفين تفصلهما منطقة مضيئة من الليبيد (شكل ١١ ، ١٢) واقترح تسميته المشهورة " وحدة الغشاء " (the unit membrane) أو التركيب " ثلاثى الأجزاء " (tripartite structure) لغشاء البلازمة . ويتفق وصف هذا التركيب الذى سبق أن أعلنه دانيللى . ويتراوح سمك غشاء الخلية بين ٧٥ - ١٠٠ انجستروم . حيث يكون سمك الطبقة الدهنية ٢٥ - ٣٠ انجستروم ، والطبقة البروتينية الخارجيــة حوالــى ٢٥ أنجستروم والطبقــة البروتينيــة الداخلية

٢٥ - ٣٥ انجستروم . وتجدر الإشارة إلى أن الطبقة الوسطى أى طبقة الليبيد تتكون من طبقتين من الجزئيات مترتبة بحيث تكون المجموعات غير القطبية اللامائية متجهة للداخل والمجموعات القطبية المائية (cooh-) متجهة للخارج . وتحيط بالغشاء الخلوى من الخارج طبقة سطحية من المواد السكرية المخاطية يطلق عليها الكأسى أو الغلاف السكرى (glycocalyx) .

ويتوقف مظهر غشاء البلازمة فى الميكروسكوب الالكترونى على المثبتات المستخدمة والوسط الذى طمرت فيه العينة والصبغة التى استعملت وسمك القطاع .

النموذج الفسيفسائى (الموزايكو) السائل The fluid mosaic theory :

تبين من البحوث الحديثة أن نموذج دانيللى - سابق الذكر - قد لا ينطبق على التركيب أو التنظيم الكيميائى لأغشية الخلايا الحيوانية بصورة مطلقة . وعلى الرغم من أن هناك ظاهرة عامة فى هذا المجال وهو أن تلك الأغشية تتكون من ليبيدات وبروتينات ، إلا أنه توجد بعض الإختلافات التفصيلية فى تلك المجالات . فعلى الرغم من أن سمك الغشاء الخلوى يتراوح بين ٥ - ١٠ انجستروم . وعلى الرغم من أنه تبين أيضا ان نسبة الليبيدات تتراوح بين ٣٠ - ٨٠ ٪ من التركيب الكيمائى العام للغشاء ، إلا أن هذه النسبة تتأرجح فى قيمتها فى الخلايا المختلفة بصورة واضحة . ويشير ذلك إلى أنه لابد من وجود اختلافات تركيبية معينة تختلف بصورة ما عما سبق . وعلى ذلك فقد افترضت بعض النظريات المختلفة التى توضح مثل تلك التركيبات ، ومن اشهرها وأكثرها تقبلا الآن تلك التى قدمها نيكولسون Nicolson (جامعة كاليفورنيا) عام ١٩٧٢ .

وتشبه هذه النظرية بصورة أساسية نظرية دانيللى السابقة وذلك فيما يتعلق بوجود طبقة مزدوجة من الليبيدات (الفسفوليبيدات) منظمة بحيث تكون رؤوسها أو نهاياتها ذات الميل المائى hydrophilic متجهة نحو سطح الغشاء الخلوى ، ونهايتها عديمة الميل المائى hydrophobic متجهة للداخل . إلا أن هذه النظرية ترى أن وجود البرو ينات ليس قاصرا على أسطح الخلايا فقط كما أنها أيضا لا تكون صفيحة كاملة على أسطح تلك الأغشية ، إنما توجد بطريقة انتشارية أى فسيفسائية أو موزايكية على كل من السطحين الخارجى والداخلى لأغشية الخلايا .

وقد تبين أيضا أن البروتينات - على السطح الداخلى - قد تختلف فى تركيبها عن بروتينات السطح الخارجى ، بل أنه قد لا توجد بروتينات على أسطح الأغشية بصورة كاملة فى بعض الخلايا .

وفيما يتعلق بالأجزاء البروتينية المتواجدة داخل الطبقة الدهنية المزدوجة ، فإنها تختلف فى أنماطها فى بعض الحالات ؛ أحيانا يكون فى بعض تلك الأجزاء موجودة أو يقتصر وجودها على النصف الخارجى فقط لتلك الطبقة الدهنية ، أو على النصف الداخلى لتلك الطبقة ، وقد يمتد بعضها بين تلك الطبقة الدهنية المزدوجة بصورة كاملة بطريقة بارزة داخل الوسط المائى على الناحيتين .

وفى ضوء هذه النظرية فان الثقوب الخلوية membrane pores ينظر لها الآن على أنها ممرات Channels ممتدة خلال جزيئات البروتينات .

التركيب الكيماوى لغشاء البلازمة :

Chemical composition of the plasma membrane :

يتركب غشاء الخلية بصورة أساسية من البروتين والليبيدات بالاضافة الى كمية قليلة من المواد قليلة السكر(١- ٥٪) التى قد تكون مرتبطة بالبروتينات أو الليبيدات .

الليبيدات (lipids) :

يحتوى غشاء الخليــــة على فسفوليبيــــــدات وكوليســترول وليبيدات سكرية (جالاكتوليبيدات) بنسب مختلفة فى اغشية الخلايا المختلفة .

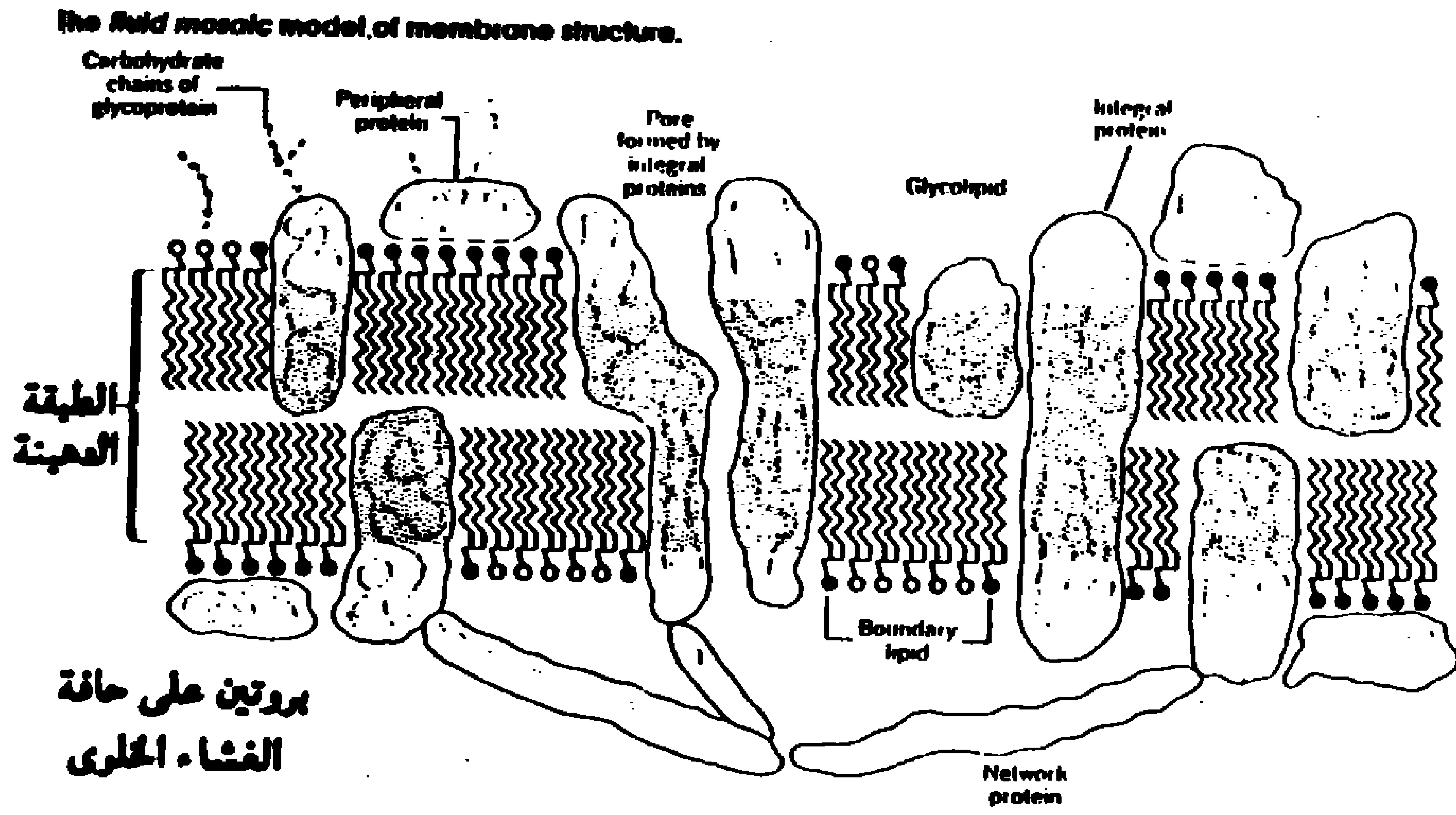
البروتينات (Proteins) :

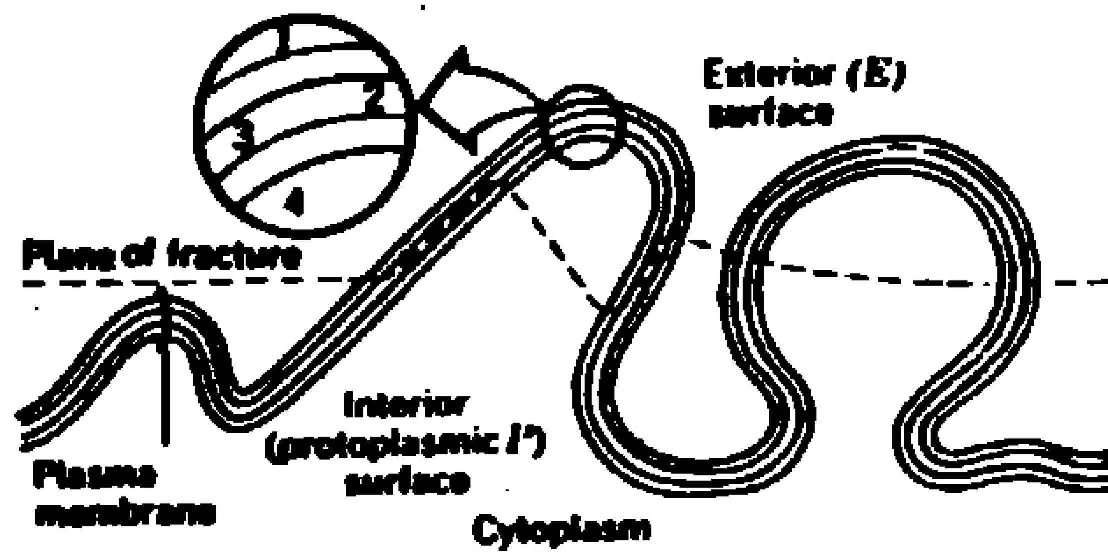
لا يقتصر عمل البروتينات على تدعيم غشاء الخلية لوكنها تقوم بدور قنوات أو ممرات لنقل المواد .

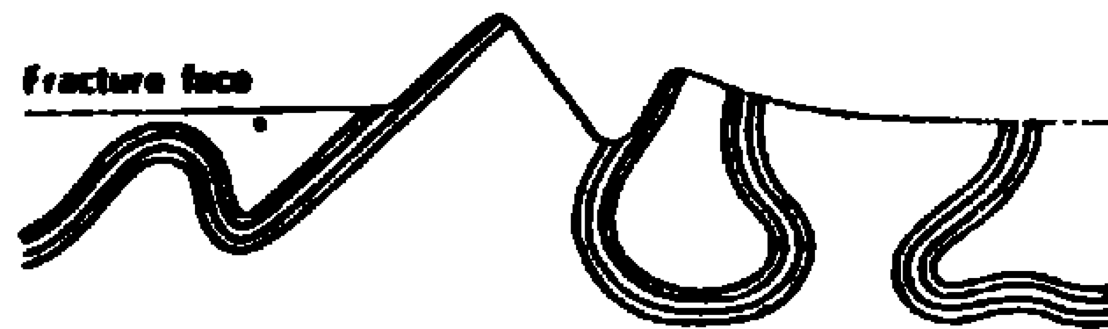
وبالإضافة الى ذلك يحتوى غشاء الخلية على إنزيمات (حوالى ٣٠ انزيما) * وانتيجينات وبعض الجزيئات المستقبلة الأخرى .

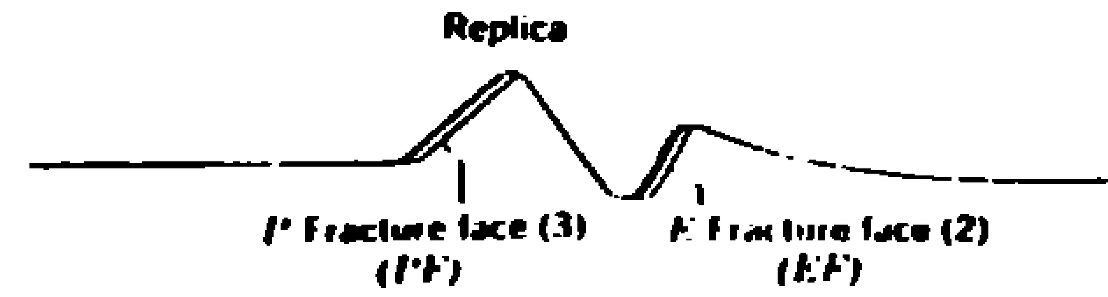
الكربوهيدراتات (Carbohydrates)

يوجد كل من السكر السداسى(**هكسوز** hexose) **والهكسامين** (hexamine) **والفيكوز** (fucose) **وحامض السياليك** (sialic acid) مرتبطا بالسطح الخارجى لغشاء الخلية الكبدية . ويوجد فى نفس الغشـــاء نسبة ضئيلة من حامض الســــياليك على هيئة **جاجليوسيدات** (gangliosides) . وعلاوة علــى هذا فإن هذه المـــواد تكون جــزءا مهما من مكونات سطح غشاء الخلايا العصبية .

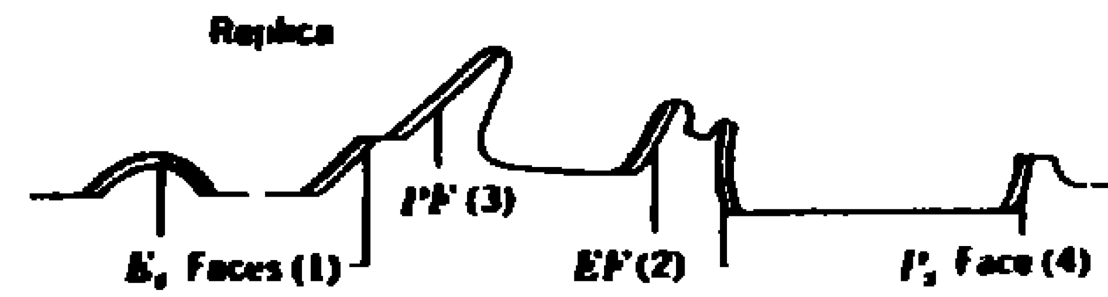




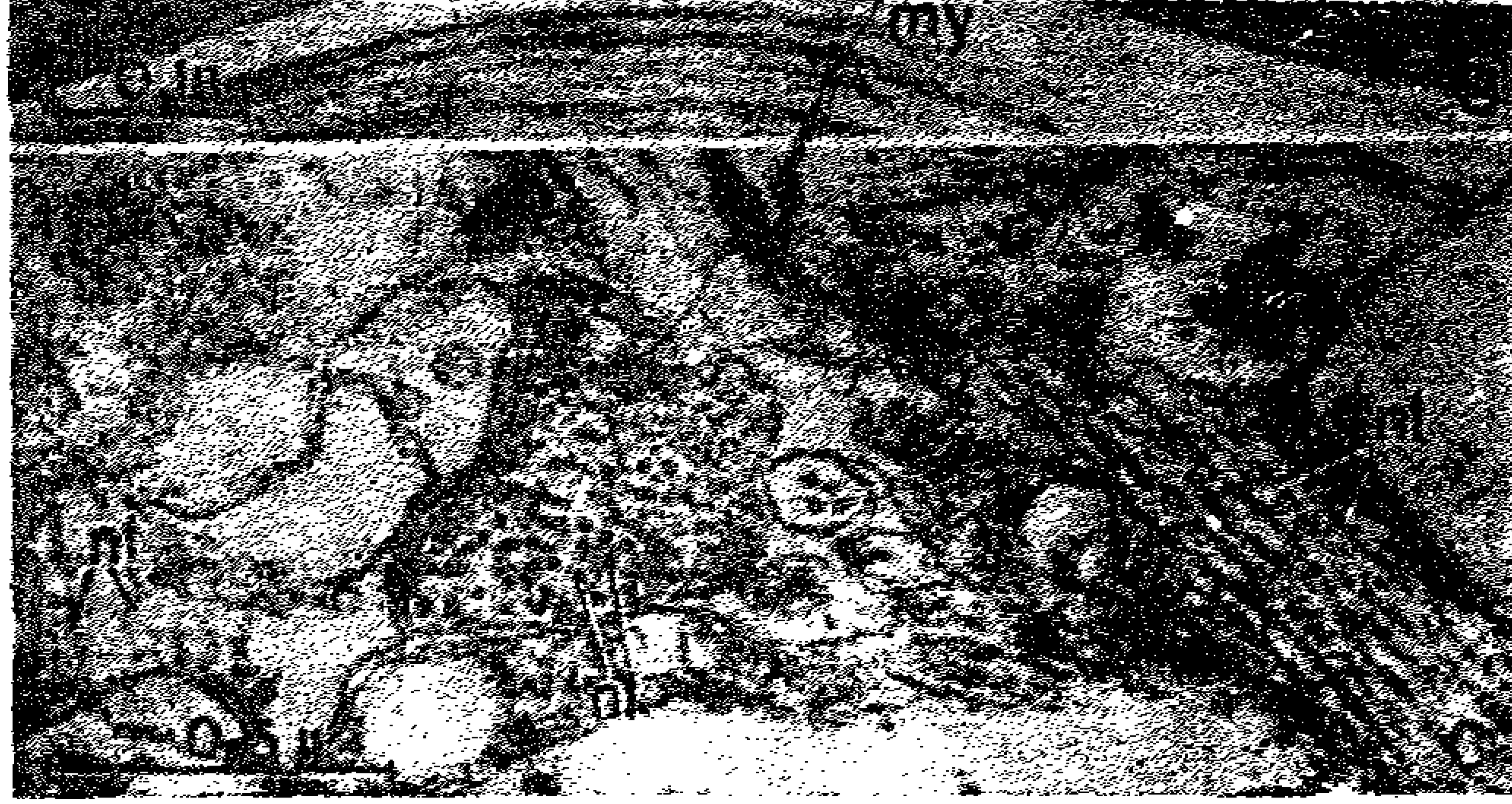






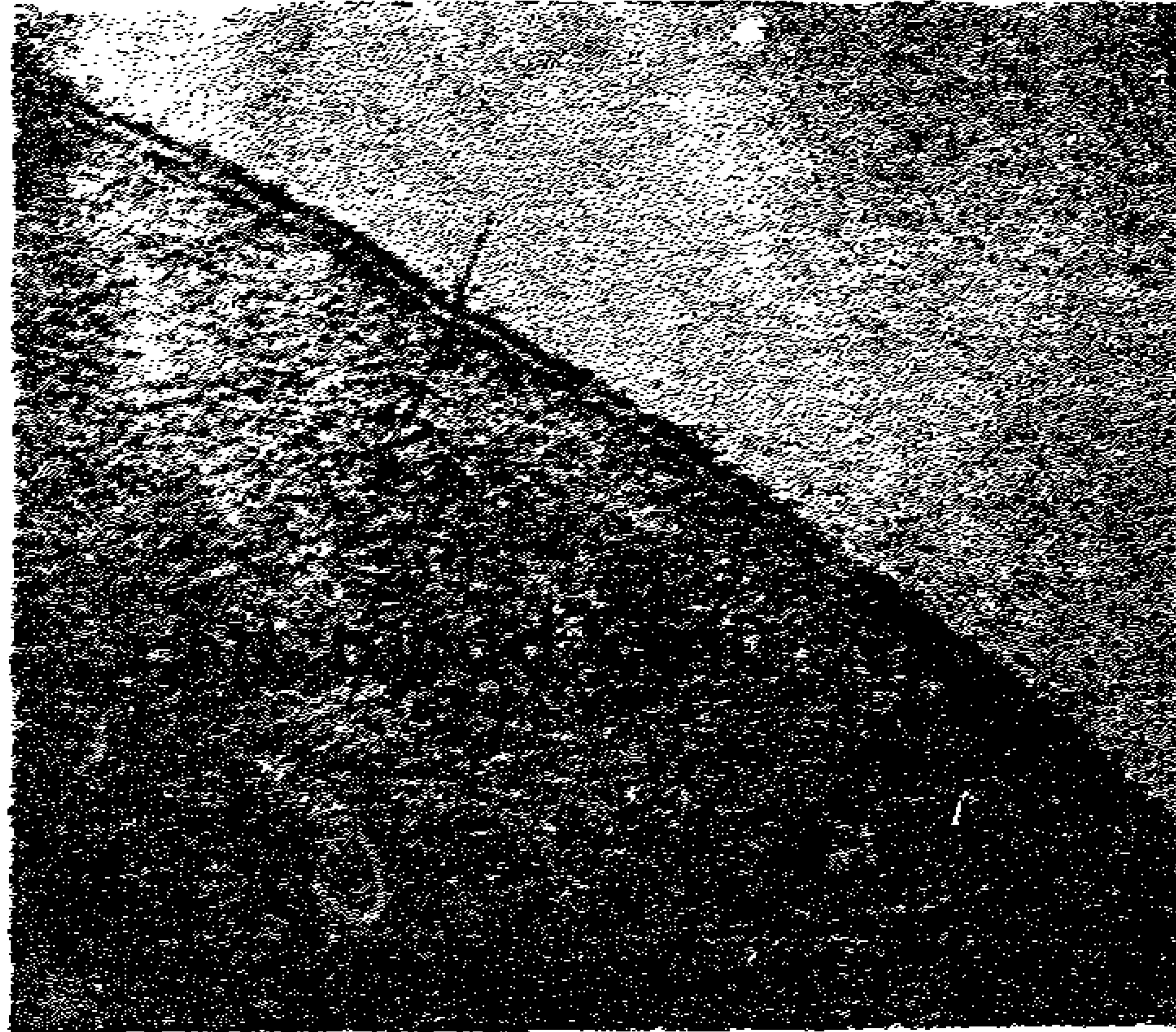


(شكل ٢١)
الأسطح الخلوية " النموذج الفسيفسائى "



(شكل ٢٢)

منطقتان متجاورتان للغشاء الخلوى فى خلايا الأمعاء (بالميكروسكوب الالكترونى) لتوضيح النظام الجزيئى الثلاثى والثقوب فى أغشية الخلايا.



(شكل ٢٣)

التركيب الدقيق لغشاء خلية الدم الحمراء

وفيما يلى نسبة الليبيدات للبروتينات فى أغشية بعض الخلايا :

النسيج	البروتينات ٪	الليبيدات
الجهاز العصبى المركزى فى الانسان	٢٠٪	٨٠٪
العضلات الهيكلية فى الفأر	٦٥٪	٣٥٪
كبد الفأر	٦٠٪	٤٠٪
خلايا الدم الحمراء فى الانسان	٦٠٪	٤٠٪
ميتوكندريا الخلايا الكبدية فى الفأر	٧٠٪	٢٧-٢٩٪

تحورات غشاء الخلية : modifications of the plasma membrane

أوضحت الدراسات التى أجريت بالميكروسكوب الضوئى أن مناطق معينة من سطح الخلية فى بعض الخلايالها دور هام فى الكثير من الانشطة الفسيولوچية مثل الامتصاص والإفراز ونقل السوائل .وقد أتاح الميكروسكوب الالكترونى للعلماء تحليل تلك الظواهر وتفسيرها بصورة أدق وهى تصنف حسب موقعها كالآتى :



(شكل ٢٤) الحافة الفرجونية لخلايا الأمعاء

ا - تخصصات السطح القمى للخلية :

specializations of the apicel cell surface

ظهر ان الحافة المخططة (Striated border) عند قمة الخلايا الطلائية للامعاء والحافة الفرجونية (brush border) للخلايا المبطنة للانابيب الملتوية فى الكلية



(شكل ٢٥) الديزموزومات

والتى تشاهد بواسطة الميكروسكوب الضوئى هى عبارة عن خملات دقيقة (microvilli) قطرها ١٠٠ ملليميكرون وطولها من ٦ر. الى ٨ر. ميكرون . وقد تمكن العلماء من الوصول الى ذلك عن طريق الميكرسكوب الالكترونى الذى أظهر بجلاء أن السطح القمى لغشاء الخلايا المذكورة يبرز للخارج على هيئة زوائد رفيعة هى الخملات الدقيقة . وتعمل هذه الخملات على زيادة سطح الامتصاص فى الخلية . كما تعمل المسافات الموجودة بينها عمل الغربال او المصفاة .

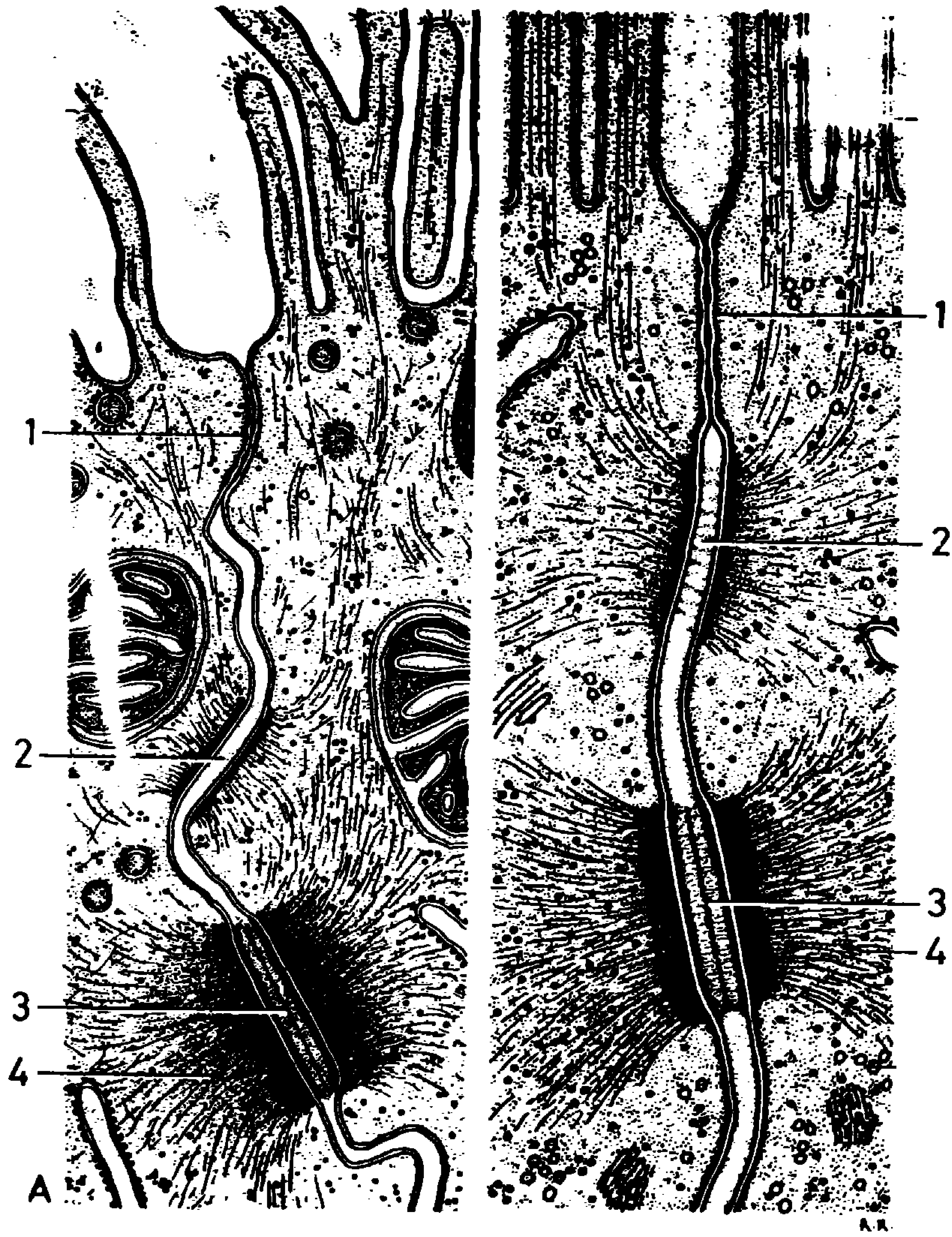
٢ - تخصصات اماكن التجاور بين اسطح الخلايا :

Specializations of contact surfaces between cells.

أ - الديزوموزومات (الأربطة الجسمية) او مناطق التلاصق :

Desmosomes or macula adherens

توجد فى عدد من الخلايا الطلائية وتظهر تحت الميكروسكوب الضوئى كأجسام داكنة الصباغة ، كانت تعتبر فيما مضى قناطر بين خلوية وأن هناك ليفات مقوية رفيعة (tonofibrils) تمر خلالها من الجهة العلوية ولكن المكيروسكوب الالكترونى قد أوضح بجلاء انه لا يوجد اى اتصال أو استمرارية بين الخلايا المتجاورة ، وأن هذه الاربطة الجسمية ما هى إلا تغلظات فى الغشاءين المتقابلين للخليتين المتجاورتين ، ويتشعع من كل تغلظ خيوط دقيقة الى داخل سيتوبلازم الخلية الخاصة به . ويحتوى الفراغ بين الخلوى على قرص مركزى أو خط دقيق له كثافة الكترونية عالية .



(شكل ٢٦)

الوصلات بين الخلوية فى خلايا القصبة الهوائية

١- اتصال محكم ٢- منطقة التلاصق الصغيرة

٣- ديزموزوم ٤- ليبفات مقوية

وعادة ما توجد أماكن اقل التصاقا أو تجاورا فى مناطق هذه الأربطة وفى هذه الحالة توجد فراغات بين خلوية لمرور السوائل .

ب - القضبان الطرفية او مناطق التلاصق الصغيرة :

Terminal bars or zonula adherens

وهى شبيهة بالديزموزومات ولكن لا توجد بهـــا تلك الأوتار العضليـــة .

جـ - الاتصال المحكم أو المناطق الصغيرة المسدودة :

Tight junctions or zonula occludens

فى هذه الحالة تندمج جوانب الخلايا المتجاورة مع بعضها وبذلك لا توجد فراغات بين الخلايا .

د - الترابطات الارتفاقية : Synaptic junctions

تمثل الارتفاقات هذه الاتصالات الفسيولوجية بين الخلايا العصبية .

٣ - تخصصات قاعدة الخلية : Specialization of the cell base

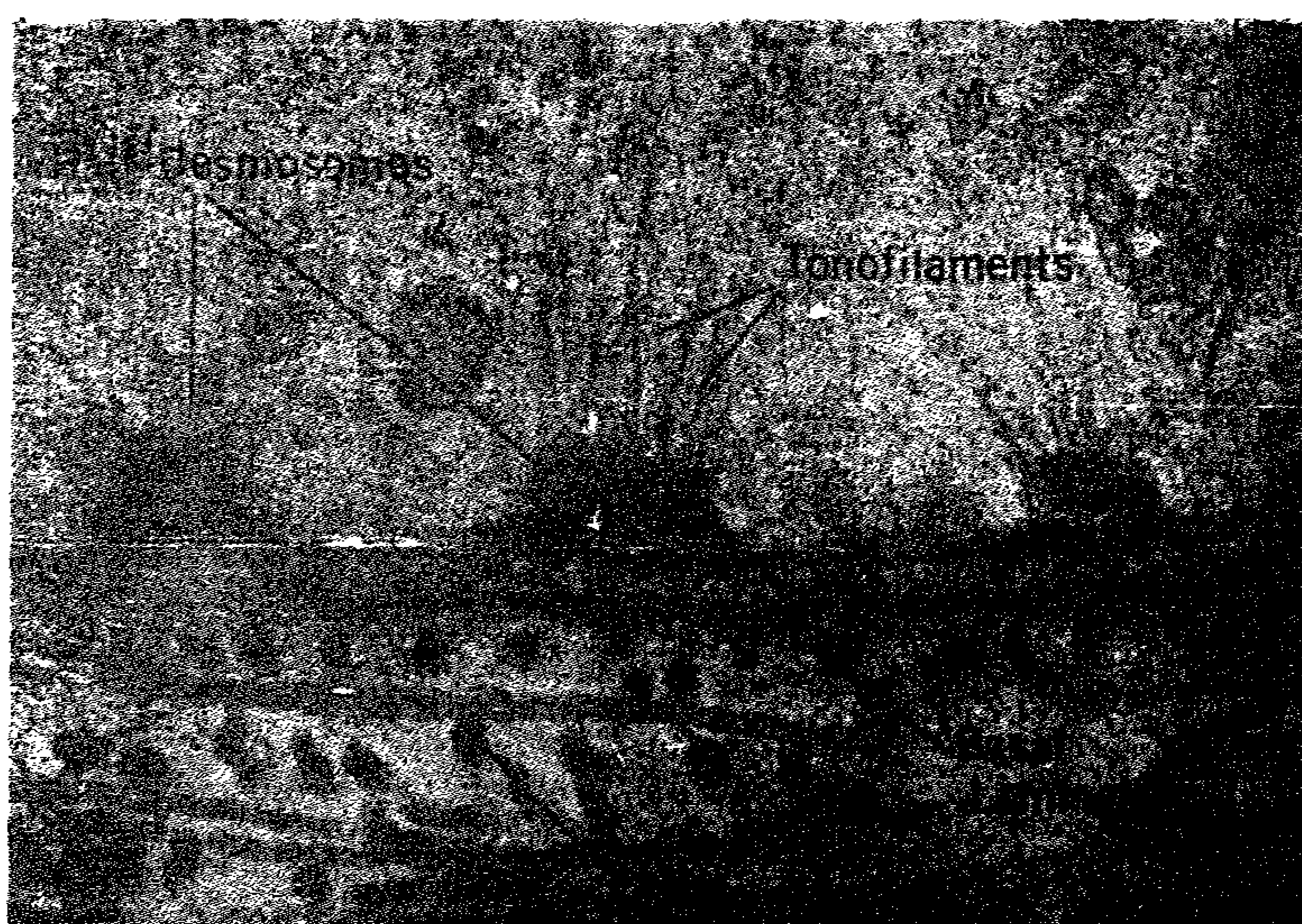
فى بعض الخلايا التى لها دخل فى العمليات السريعة لنقل الماء ينثنى غشاء البلازمة عند قاعدة الخلية انثناءات كثيرة تخترق السيتوبلازم الى مسافات بعيدة . ونتيجة لهذه الانثناءات فان السيتوبلازم ينقسم الى حجرات صغيرة . وغالبا ما تحتوى تلك الحجرات على الميتوكندريا .

أغلفة غشاء البلازمة: Coats of the plasma membrane

قد توجد أحيانا طبقة من مادة معينة تغطى سطح الخلية وتقع خارج غشاء البلازمة . وقد أوضح الميكروسكوب الالكترونى أنه توجد مسافة قدرها حوالى ١٠٠ انجستروم بين غشاءى كل خليتين متجاورتين . وقد تحتوى تلك المسافة على سكريات بروتينية ومواد أخرى عديدة التسكر على هيئة حامض هيالورونيك . ويطلق على هذه الطبقة الكأس أو الغلاف السكرى (glycocalyx) .



(شكل ٢٧)
انواع الترابطات الخلوية بالميكروسكوب الالكترونى



(شكل ٢٨)
السطح السفلى للغشاء القاعدى لخلية طلائية

الأهمية الوظيفية لغشاء البلازمة :

Functional significance of plasma membrane

يعمل غشاء البلازمة على التحكم فى مرور المواد الذائبة الى داخل الخلية ومنع انتشار البروتوبلازم الى خارج الخلية . ويطلق على هذه الظواهر بصورة عامة النفاذية (permeability) التى يمكن تعريفها بأنها " معدل حركة المادة خلال غشاء منفذ تحت تأثير قوة دافعة معينة " .

وللنفاذية أهمية جوهرية وذلك لأنها الآلية (الميكانيكية) التى تنظم دخول المواد الأساسية لبناء التراكيب الحية ، كما تنظم خروج الماء والمواد التالفة التى تتخلص منها الخلية .

وتعتمد النفاذية الخلوية على عوامل كثيرة مثل الحالة الفسيولوجية للخلية وكذلك العوامل الخارجية المختلفة مثل قوة محاليل الوسط الخارجى ودرجة الحرارة وغيرها .

ولما كان غشاء البلازمة هو الحد الفاصل بين الخلية وما يحيط بها ، فان الجزء الأكبر من عمليات تبادل المواد بين الخلية والوسط المحيط بها يتم عن طريق النقل النشط أو غير النشط للأيونات والجزئيات ، ويتم اغتذاء الخلايا بصورة ايجابية نشطة للأجزاء الصغيرة من المواد الصلبة والمذابة عن طريق ظاهرتين يطلق عليهما **الإلتهام** (الإبتلاع phagocytosis) **والارتشاف** (pinocytosis) .

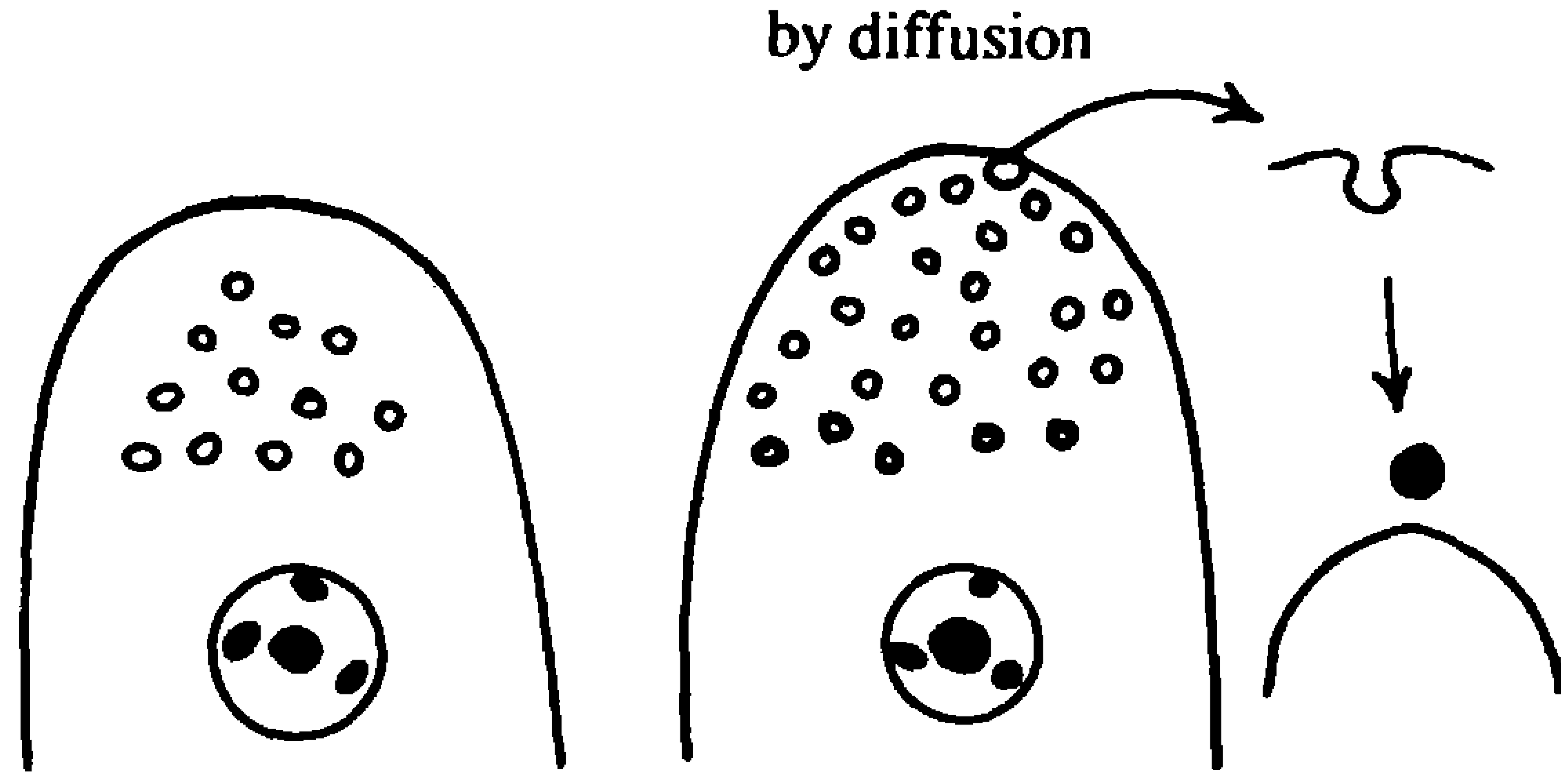
ولغشاء البلازمة دور أساسى ليس فقط فى أخذ المواد الصلبة أو السائلة ، ولكن كذلك فى مرور النواتج الخلوية (مثل عمليتى الإفراز والاخراج) الى السائل المحيط بالخلايا .

الإفراز بالطريقة الجزيئية : Merocrine secretion

وفيها يندمج الغشاء المحيط بالحبيبة الافرازية بغشاء الخلية وبذلك تصبح المواد الافرازية خارج الخلية . وتشاهد هذه العملية اثناء مرور حبيبات الانزيم الخام (الزيموجين zymogen) من خلايا البنكرياس إلي الخارج وكذلك فى الكثير من الغدد القنوية والغدد الصماء .

الإفراز بالطريقة القمية : Apocrine secretion

وهى طريقة مختلفة تماما عن الطريقة السابقة ونشاهد فى خلايا الغدد العرقية تحت اللحية فى الارنب ، فيحدث انتفاخ عند قمة الخلية مكونا افرازيا على هيئة جسم كروى

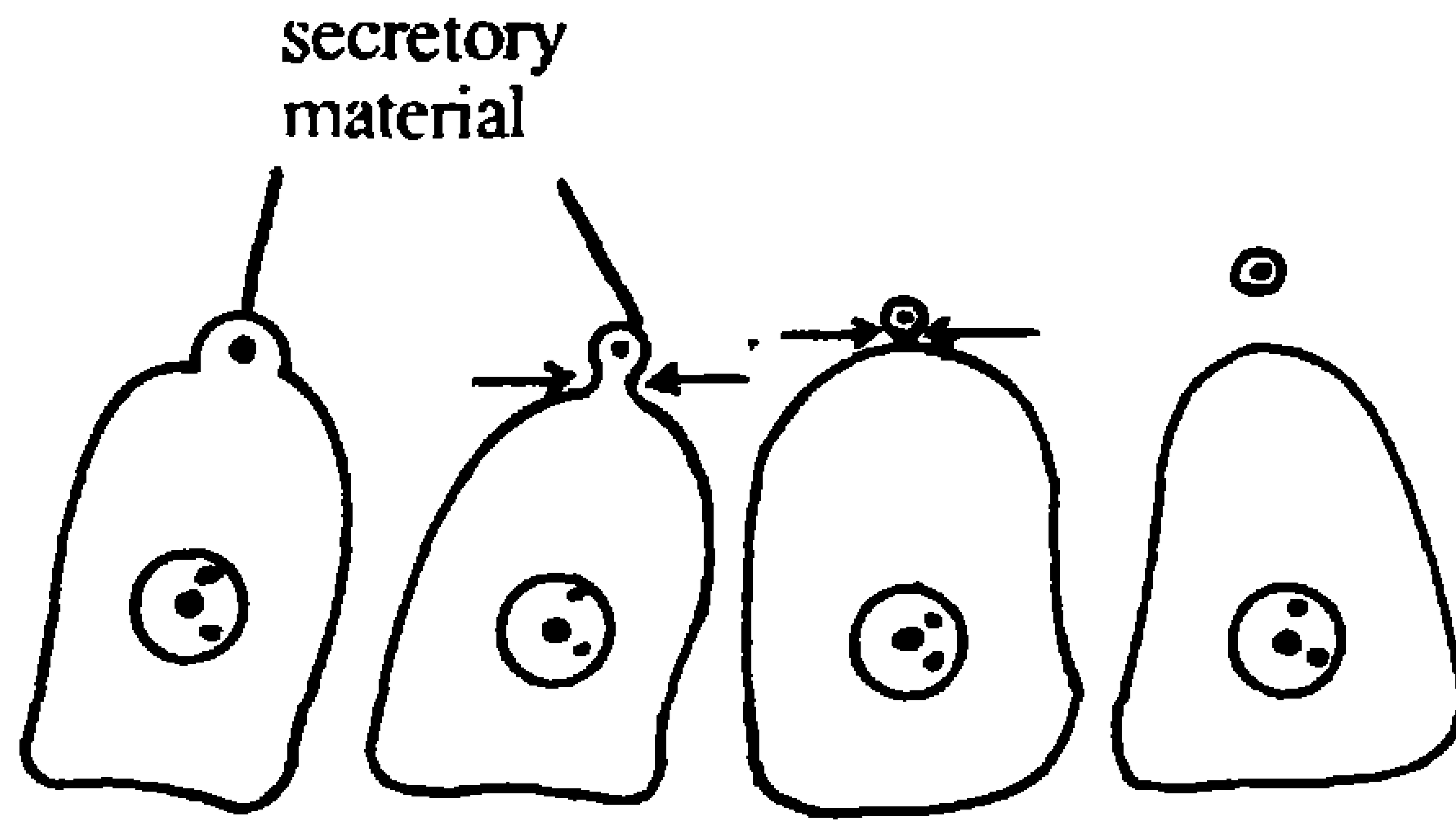


(شكل ٢٩)
أنماط خروج الافرازات من الخلايا

يتصل بالخلية بواسطة عنق ضيق ،ويلى ذلك تحور الجسم الافرازى الى تجويف الغدة .

ميكانيكية (آلية) النفاذية : Mechanism of permeability

توجد عدة نظريات لشرح نفاذية الخلايا يمكن تلخيصها فيما يلى :



(شكل ٣٠)
خلايا تبين الطريقة القمية لخروج الافرازات

١ - يرى دانييللى (١٩٥٤) أن هناك موادا معينة تدخل الخلايا عن طريق الثقوب الموجودة فى غشاء البلازمة ، ويدخل البعض الآخر بواسطة الانتشار الغشائى البسيط . وتلك الاخيرة هى التى تكون قابلة للذوبان فى الدهون ، أما التى لا تذوب فى الدهون فان المواد ذات الجزيئات الصغيرة تمر خلال الثقوب بمعدل أسرع عن المواد ذات الجزيئات الكبيرة .

٢ - يرى بعض الباحثين أن هناك علاقة وثيقة بين النفاذية والأرض أو العمليات الحيوية للخلية ، وبمعنى آخر فان مرور المواد يتم بسهولة أكثر عندما تكون هذه المواد متطلبة لعمليات التحول الغذائى فى الخلية . مثال ذلك ينفذ الحامض الأمينى بسهولة عندما يكون متطلبا لتحتويه خلية معينة فى مادتها البروتينية . كذلك فى حالة السكريات تنفد جزئيات الجلوكوز بسهولة كبيرة بينما تنفذ جزيئات السكريات الأخرى بصعوبة . والسبب فى ذلك أن الجلوكوز مطلوب بشدة لعمليات التحول الغذائى فى الجسم وغالبا ما تستخدمه الخلية حال وصوله اليها ، بينما السكروز الذى يستخدم ببطء فإنه ينفذ إلى داخل الخلية ببطء أيضا .

٣ - وهناك من يرون أن اختراق الأيونات لغشاء الخلية يكون دائما مرتبطا بتنفس الخلايا . ولذلك فان للانزيمات التنفسية دورا بالغ الأهمية فى هذا الشأن . وبصورة عامة فإن الانزيمات المختلفة تلعب دورا عاما فى مرور الفوسفات والسكريات . وقد وجد روتستين (Rothstein) فى عام ١٩٥٤ أن انزيم الفسفاتيز متركز فى غشاء الخميرة ، وان هذا الإنزيم له أهمية كبيرة فى نفاذية الفسفاتات والجلوكوز .

وبجانب ذلك فإن تفاعل جومورى الخاص بانزيم الفسفاتير يوضح نشاطا بالغا لهذا الانزيم فى أغشية الخلايا وبخاصة تلك التى لها القدرة على امتصاص الجلوكوز مثل خلايا الكلية والأمعاء .

ويرى ديميس Demis (١٩٥٤) ان إنزيم الإنفرتيز يوجد فى غشاء الخلية . ومن المعروف أن هذا الانزيم مرتبط بمرور السكريات داخل الخلايا .

٤ - هناك أيضا من يرى أن حامض الريبونيوكليك (RNA) له علاقة قوية بخاصة النفاذية . وقد بنى هذاالرأى على أساس ان أغشية الخلايا تعطى تفاعلا موجبا قويا عند الكشف على حامض الريبونيوكليك (ح ر ن) . وعلى هذا فعندما أضيف انزيم الريبونيوكليز (ribonuclease) لبيض الحيوانات البرمائيية فانه قد اثر تأثيرا قويا على نفاذية الخلايا للأيونات .

٥ - تدل دراسات الفيزياء الحيوية على أن تبادل الأيونات يتم خلال الثقوب المشحونة بشحنات كهربائية . وتفسير ذلك أن غشاء البلازمة يحتوى على ثلاثة أنواع من الثقوب : بعضها لا يحمل شحنات كهربائية ، والبعض به شحنات موجبة ، والنوع الثالث سالب الشحنة . وتعمل الثقوب موجبة الشحنات على جذب الأيونات السالبة (مثل كل)

بينما تصد الأيونات الموجبة (ص + مثلا) . ويحدث عكس ذلك بالنسبة للثقوب سالبة الشحنة . ويعتقد أن هذه الثقوب توجد فى الطبقة البروتينية لغشاء البلازمة .

أهمية نفاذية غشاء الخلية فى حياة الكائن الحى :

Role of cell permeability in the life of the organism

للنفاذية دور بالغ الأهمية فى تنظيم المناشط الحيوية للخلايا وبالتالى للكائن الحى بأكمله . فغشاء الخلية له خاصية معينة للاختيار تمكنه من السماح بالانتشار السريع لمواد معينة مستطلبة بصفة مستمرة للجسم مثل الجلوكوز والأحماض الأمينية التى تحتاجها الخلايا لبناء بروتيناتها . اما المواد التى يتطلبها الجسم بمعدل أقل مثل سكر القصب (سكروز sucrose) فانها تنتشر بمعدل أقل إلى داخل الخلية . كذلك ، فإن الأكسجين وهو مطلوب بمعدل عال له قدرة كبيرة على النفاذية .

ومن الناحية الأخرى ، فان النواتج الأولية للجلوكوز الذى ينتفع به ، على سبيل المثال فى العضلات المتقبضة وذلك مثل مشتقات الجليسرول التى لها قيمة كبيرة للخلايا ، ولذلك فان غشاء الخلية لا يسمح لها بالنفاذ الى الخارج بسهولة .

ويحدث أثناء العمل العضلى أن يتولد حامض اللاكتيك (lactic acid) وهو ذو تأثير سام إذا ترك ليتراكم فى الخلايا العضلية ولذلك فان غشاء الخلية يسمح لهذه المادة بالنفاذ خلاله بسهولة إلى الأوعية الدمويةالمحيطة حتى يتخلص منها الجسم .

وبالنسبة للمواد النافعة للجسم التى يكون غشاء الخلية نفاذا بالنسبة لها فانها تختزن فى الخلايا عن طريق تحويلها من شكل الى آخر ، وذلك بأن تتحول الأحماض الأمينية الى بروتينات ، والأحماض الدهنية الى دهون ، والسكريات الى جليكوجين . وتختزن هذه المواد فى الخلايا اذ ان غشاء الخلية لا يسمح لها بالنفاذ الى الخارج . كذلك تلعب ظاهرة النفاذية دورا هاما فى التخلص من المواد السامة الضارة بالجسم . ويحدث ذلك عن طريق ازالة السموم من هذه المواد ، وفى هذه الحالة تقترن هذه المواد السامة بالأحماض الأمينية أو بحامض الكبريتيك وبذلك فان البرومونبزين أو المنتول وهى مواد سامة تكونها بعض الخلايا يتم تحويلها إلى جزئيات أخرى ، وهذه الجزيئات لا يمكنها أن تنفذ الى داخل الخلايا ، وبمجرد وصولها إلى الدورة الدموية يتم رشحها بواسطة الكبات (glomeruli) فى الكلية حيث تم داخل الأنابيب الكلوية ولا يعاد امتصاصها من المواد البولية الموجودة فى هذه الأنابيب . وبذلك تمنع هذه المواد السامة من الوصول الى داخل الخلايا ويصبح طردها إلى خارج الجسم فى البول مؤكدا .

الفصل السادس

السيتوبلازم الأساسى THE GROUND CYTOPLASM
الشبكة الإندوبلازمية INDOPLASMIC RETICULUM
الارجاستوبلازم ERGASTOPLASM
الريبوزومات RIBOSOMES
الميكروزومات MICROSOMES

يظهر السيتوبلازم الأساسى أو **الهيالوبلازم** (hyaloplasm) تحت الميكروسكوب الضوئى على هيئة مادة ليس لها شكل او تركيب محدود . ويوجد مطمورا فى هذه المادة بعض التراكيب الخلوية الحية مثل جهاز جولجى والميتوكندريا . وقد لوحظ فى بعض الخلايا أن بعض مناطق الهيالوبلازم تصبغ بالصبغات القاعدية ويسمى هذا النوع **السيتوبلازم القاعدى** (basophilic cytoplasm) أو **الكروميدى** (chromidial cytoplasm) . وقد أطلق جارنر (Garnier) فى عام ١٨٨٧ على هذا الستوبلازم لفظ **أرجاستوبلازم** (argastoplasm) ويشتمل هذا الإرجاستوبلازم على مناطق السيتوبلازم التى تميل الى الأصباغ القاعدية مثل أجسام نسل فى الخلايا العصبية وبعض الكتل الموجودة فى الخلايا الكبدية .

ويتكون الإرجاستوبلازم من الحبيبات التى تصبغ بالأوزميوم وهى التى تحتوى تركيز مرتفع من البروتين النووى (ribonucleo protein, RNP) . وقد تكون هذه الحبيبات منتشرة فى السيتوبلازم أو متصلة بالأغشية التى تحيط بتجاويف داخلية (الشبكة الاندوبلازمية). ويطلق على الارجاستوبلازم فى حالة وجود هذه الحبيبات متصلة بالشبكة الاندوبلازمية **الارجاستوبلازم المنظم** (organized ergastoplasm) . أما اذا وجدت الحبيبات فقط دون وجود الشبكة الأندوبلازمية سمى هذا النوع الأرجاستوبلازم غير المنتظم (unorganized ergastoplasm) .

الشبكة الإندوبلازمية ENDOPLASMIC RETICULUM

أوضحت الدراسات التى أجريت بواسطة الميكروسكوب الالكترونى أن السيتوبلازم الأساسى أو الهيالوبلازم يحتوى على تركيب دقيق أطلق عليه بورتر (Porter)

فى عام ١٩٥٤ **الشبكة الاندوبلازمية** . ويوجد هذا التركيب فى جميع الخلايا الحيوانية ما عدا كرات الدم الحمراء مكتملة النمو .

والشبكة الاندوبلازمية عبارة عن جهاز يوجد فى السيتوبلازم ويتكون من تجاويف على شكل أنابيب أو حوصلات او كلاهما . وتحاط هذه التجاويف بأغشية رقيقة . وفى بعض أنواع الخلايا ، مثل خلايا الكبد والبنكرياس تكون هذه التجاويف الغشائية كثيرة جدا ، بينما فى بعض الأنواع الأخرى يقل عددها بشكل ملحوظ كما هو الحال فى الخلايا العضلية . ووجود هذه الشبكة الاندوبلازمية (الفجوات المحاطة بأغشية) يقسم السيتوبلازم الى منطقة داخلية (وهى التجاويف) مفصولة عن المنطقة الخارجية أو مادة **السيتوبلازم الأساسى** (Cytoplasmic matrix) . وفى المنطقة الاخيرة يمكن تمييز العضيات السيتوبلازمية (وهى عضيات حية) والمحتويات غير الحية ، ولذلك تعتبر المادة الخلالية (matrix) أى مادة السيتوبلازم الأساسى هى أهم جزء فى الخلية ، ويقوم ما بها من مكونات بالوظائف البنائية فى الخلية . كما تحتوى هذه المنطقة أيضا على الأنزيمات اللازمة لانتاج الطاقة وخاصة فى عملية التنفس اللاهوائى . بالاضافة الى ذلك فإن المادة الخلالية للسيتوبلازم هى التى يحدث فيها تميز الالياف فى الخلايا المتخصصة وذلك مثل الياف الكيراتين والليبفات العضلية واليفات العصبية والأبنيبيات العصبية . كذلك فان الكثير من الخصائص الميكانيكية للسيتوبلازم مثل المرونة والتقبض والصلابة **والحركات الخلوية الداخلية** (cyclosis) لها علاقة هامة بالمادة الخلالية للسيتوبلازم .

وقد لوحظ التنظيم الشبكى للشبكةالاندوبلازمية لأول مرة فى مزارع الأنسجة حيث وجد أن جميع أجزائها تكون جهازا متصلا . على أن هذا التركيب ليس ثابتا أو صلبا فهو يتكسر إلى حويصلات منفصلة فى حالة تهدم الخلية أو تحللها .

وتختلف قطاعات أجزاء الشبكة الاندوبلازمية اختلافا بينا عن بعضهما ، فقد تكون مستديرة أو مستطيلة وذلك تبعا لاتجاه تقطيع العينات .

انواع الشكبة الاندوبلازمية Types of endoplasmic reticulum

١ - الشبكة الاندوبلازمية المحببة او الخشنة :

Granular of rough endoplasmic reticulum

يتميز هذا النوع بوجود الكثير من الحبيبات الدقيقة مرتبة على السطح الخارجى لأغشية الشبكة الاندوبلازمية . وهذه الحبيبات غنية بمادة ح ر ن والبروتينات ولذلك تسمى الحبيبات النووية (RNP) أو الريبوزومات (ribosomes) . كذلك توجد حبيبات مشابهة فى المادة الخلالية للسيتوبلازم .



(شكل ٣١)
شبكة اندوبلازمية خشنة

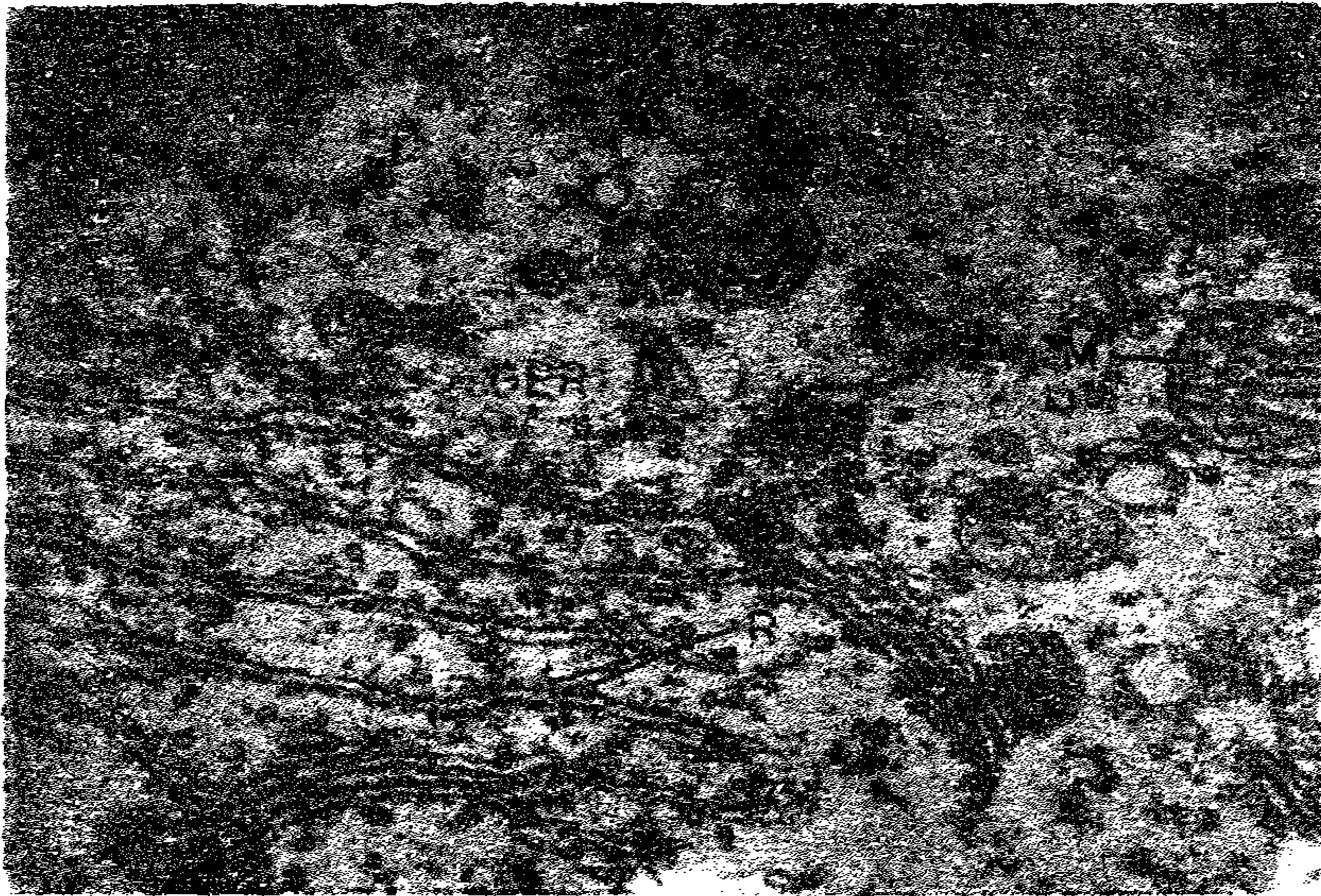
وتكون الشبكة المحببة واضحة التكوين فى المناطق القاعدية (التى تميل للصبغة القاعدية) فى السيتوبلازم ، أى الارجاستوبلازم حيث تبدو مركزة فى المناطق القاعدية من الخلاياخاصة الخلايا الافرازية مثل خلايا الجزء القنوى من البنكرياس . وتوجد معظم اجزاء الشبكة الاندوبلازمية على هيئة تراكيب صفائحية الشـــكل او مفلطحة وتحتوى هذه الاجزاء

على مواد متراكمة تسمى **المحتويات داخل الصهاريج** (intracisternal inclusions) والشبكة المحببة واسعة الإنتشار فى الخلايا النامية وفى الخلايا التى لها علاقة بتكوين البروتينات .

٢ - الشبكة الاندوبلازمية الملساء (غير المحبب)

Agranular of smooth endoplasmic reticulum

يتميز هذا النوع بعدم وجود الريبوزومات . وغالبا ما تكون وحداتها أنبوبة الشكل .



(شكل ٣٢)
شبكة اندوبلازمية خشنة فى خلية عصبية حركية

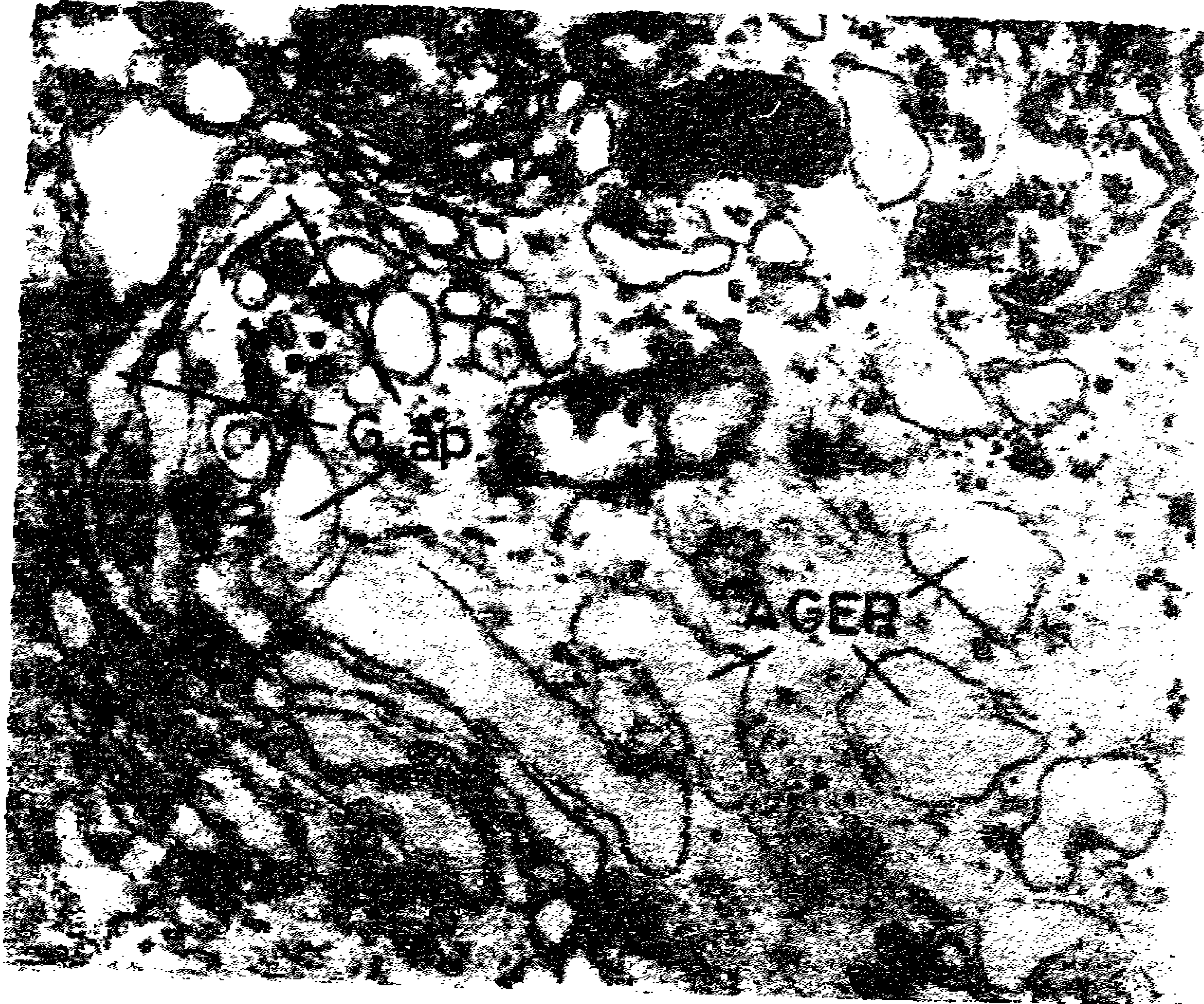
ويوجد هذا النوع فى الخلايا الطلائية الملونة فى شبكة العين وكذلك فى الخلايا العضلية الإرادية .

هذا ، وقد يوجد النوعان (الحبيبية وغير الحبيبية) معا فى خلية واحدة وذلك مثل الخلية الكبدية حيث تحتل الشبكة الاندوبلازمية المحببة المنطقة المركزية من الخلية بينما توجد الشبكة الملساء عند حافة الخلية .

العلاقة بين الشبكة الاندوبلازمية والغشاء النووى :

Relationship between the ER and nuclear envelope :

ترتبط الشبكة الاندوبلازمية ارتباطا وثيقا بالغشاء النووى الذى يتكون من طبقتين ، تكون الخارجية منها على اتصال بالشبكة الاندوبلازمية ، ولذلك اعتبر الغشاء النووى جزءا من الشبكة الاندوبلازمية . وترى بورتر Porter (١٩٦٠) ان الغشاء النووى يمثل الجـزء المستديم



(شكل ٣٣)

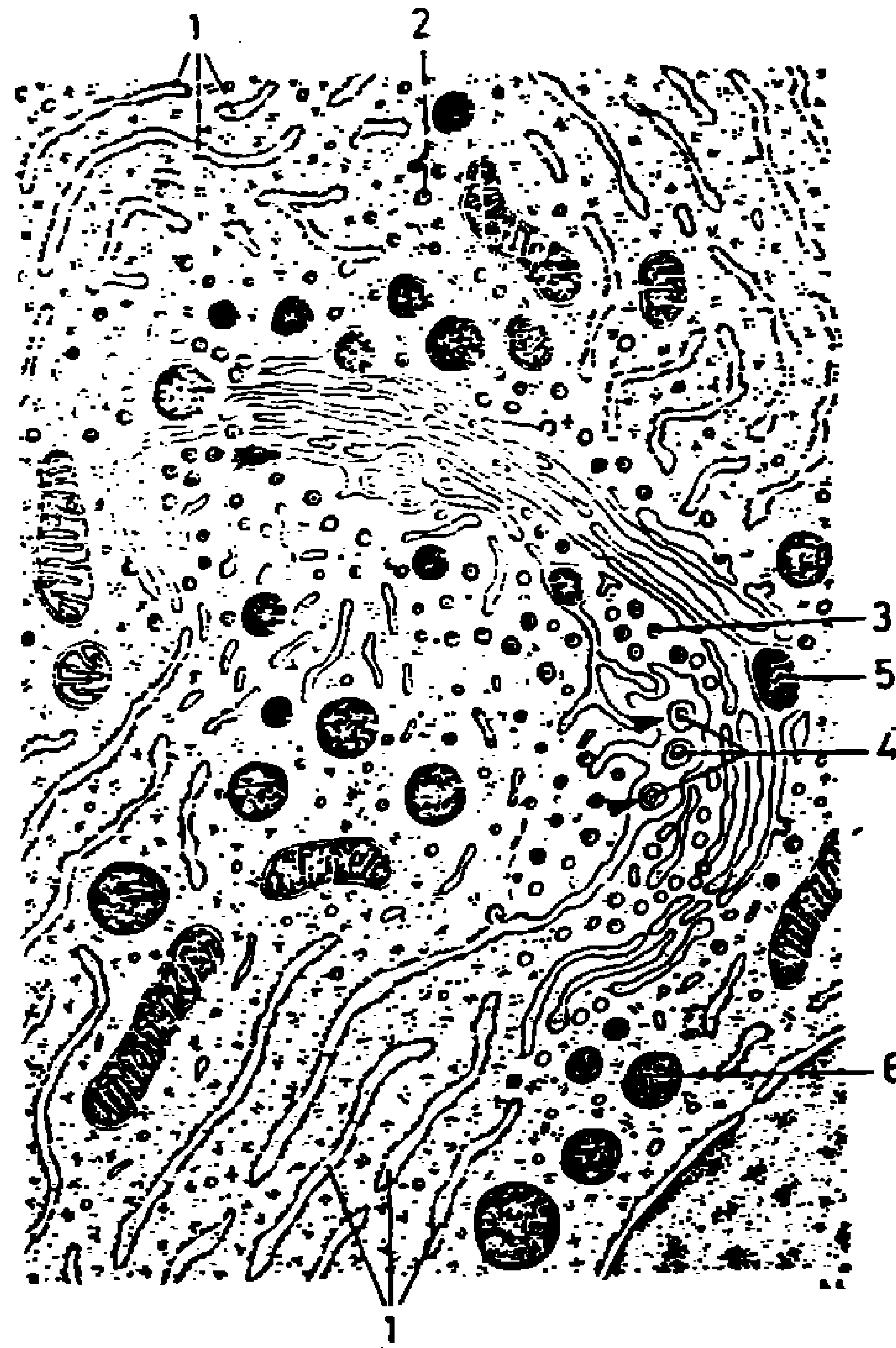
شبكة اندوبلازمية خشنة وجهاز جولجى

من هذا التركيب الشبكى وان الأجزاء السيتوبلازمية ما هى إلا مشتقات أو امتدادات من هذا الغشاء . وهذا يعلل وجود الشبكة الاندوبلازمية فى كرات الدم الحمراء حديثة التكوين واختفائها من الخلايا مكتملة النمو .

أهمية الشبكة الإندوبلازمية :: Significance of the endoplasmic reticulum

تقوم الشبكة الاندوبلازمية بدور هام فى بعض الانشطة الخلوية وبخاصة تكوين البروتينات (Protein synthesis) والافرازات الخلوية (secretions) .

ويرى بعض العلماء أن الشبكة الاندوبلازمية المحببة تستطيع احتواء الاحماض الامينية وتحويلها الى بروتينات . وقد اسـتدل على ذلك مـن وجود حبيبات خام الانزيمات



(شكل٣٤) شبكة اندوبلازمية خشنة فى خلية عصبية افرازية

(zymogen granules) فى التجاويف المنتفخة للشبكة الاندوبلازمية فـى خـلايا البنكرياس . كذلك وجدت مادة الالبومين متركزة فى تجاويف الشبكة الاندوبلازمية فى خلايا البنكرياس . كذلك وجدت مادة الالبومين متركزة فى تجاويف الشبكة الاندوبلازمية فى الخلاياالمبطنة لقناة البيض فى الطيور . كما لوحظ ان التجاويف المتسعة لهذه الشبكة مليئة بالمواد الغروية فى خلايا الغدة الدرقية (Wissig, 1960) .

ويعتقد أن البروتينات حديثة التكوين أو الإنزيمات تمر من الريبوزومات إلى تجويف الشبكة الاندوبلازمية حيث تتكثف على هيئة حبيبات . وتنقل هذه المواد الافرازية من مكان تكثيفها الإبتدائى هذا على هيئة حبيبات أو محاليل ذائبة الى جهاز جولجى حيث تتحول الى حبيبات متماسكة ثم تنطلق بعد ذلك الى الستوبلازم ومنه الى خارج الخلية .

وترتبط الشبكة الإندوبلازمية الخشنة ارتباطا وثيقا بنمو الخلايا وتميزها . ففى الهيدرا مثلا وجد ان الخلايا البينية التى تنشأ منها الخلايا اللاسعة غنية جدا بالحبيبات البروتينية النووية ولكنها خالية تقريبا من اى اثر للشبكة الاندوبلازمية . ولكن فى مرحلة تالية ، عقب حدوث سلسلة من الانقسامات ، وعندما تبدأ الخلية فى التميز يرى بها شبكة اندوبلازمية واضحة . بالاضافة الى يذلك فان الخلاياأاثناء تميزها يزداد حجم الشبكة الاندوبلازمية فيها ثلاث - ٤ مرات عن حجمها فيالخلايا الصغيرة غير المتميزة .

أما الشبكة الملساء فالاغلب ان لها علاقة بانتقال المؤثرات المنبهة (transmission of excitatory impulsis) فى الخلية (انظر الشبكة العضلية) كما يلاحظ ان هذه الشبكة توجد بشكل متميز فى الخلايا التى لها علاقة بانتاج الدهون وايضا المواد الكربوهيدراتية وانتقال الايونات واخراج الالكتوليتات مما يشير الى ان لها ايضا علاقة بتلك الوظائف .

ومن الناحية المرضية ، فان هذه الشكة فى بعض الحالات تتكسر الى تجاويف منفصلة بعضها ضيق وبعضها متسع وذلك دون أى ارتباط واضح بالغشاء النووى .

الريبوسومات(الريبوزومات) RIBOSOMES

ندرس الريبوزومت عادة عند دراسة الشبكة الاندوبلازمية حيث ان هذه الجسيمات توجد فى الخلايا المتقدمة متصلة باغشية هذه الشبكة . ويعتبر دى روبرتس (De Reobertis) الريبوزومات جزءا مستديما من المادة الخلالية للخلية .

والريبومزوم جسيم ميكروسكوبى بالغ الدقة يتكون من حامض الريبونيوكليك والبروتين وتلعب الريجوزومات دورا هامافى تكوين البروتينات protein synthesis فى الخلية وهى العملية التى يتم أثناءها تجميع وتنظيم الأحماض الامينية بطريقة معينة لتكون سلسلة من عديدات البيتيدات .

وتوجد الريبوزومات فى جميع الخلايا الحيوانية ما عدا خلايا الدم الحمراء مكتملة النمو.، كما توجد فى البكتيريا حيث لا توجد شبكة اندوبلازمية ، وتوجد معظم الريبوزومات حرة التوزيع فى المادة الخلالية للسيتوبلازم فى خلايا الشبكية وخلايا النبات الميراشتيمية والخلايا العصبية فى الجنين .

وتكون الريبوزومات فى الخلايا التى تلعب دورا فى تخليق البروتينات (كالخلايا المفرزة للإنزيمات) متصلة بأجزاء معينة من أغشية الشبكة الاندوبلازمية . والمعتقد أن هذا الغشاء الدهنى البروتينى يقوم بدور هام فى إبعاد المواد البروتينية ، حديثة التكوين ، من الريبوزومات ويساعد فى نقلها واخراجها .

والمكونات الاساسية للريبوزومات هى- كما سبق القول- البروتين وحامض الريبونيوكليك بنسب متساوية تقريبا مع عدم وجود - او وجود نسبة قليلة من الليبيدات وبعبارة اخرى ، فان الزيبوزوم حبيبة نووية بروتينية يكون فيها البروتين " ح ر ن " الريبوزومى باوزان مكافئة . ويلاحظ أن ح ر ن الريبوسومى يكون فى النوية ويختزن فيها تحت تأثير ع د ن .

وتعتبر الريبوسومات مكونات سيتوبلازمية فى الخلية الا أن حبيبات مماثلة قد تم الكشف عنها فى الانوية . ويلاحظ ان الريبوذومات النووية أقل تجانسا من حيث حجمها ومحتوياتها من ح ر ن والبروتين عن شبيهاتها الموجودة فى السيتوبلازم .

وتوجد الريبوذومات حرة أو متصلة بأغشية الشبكة الاندوبلازمية ، وتكون الاخيرة وفيرة جدا فى الخلايا الحيوانية التى تفرز مواد بروتينية مثل الهرمونات أو الانزيمات الهاضمة .

وتبدو الريبوسومات فى الميكروسكوب الالكترونى كروية الشكل وقد تكون عصوية أو عديدة الاضلاع . ويتكون الريبسوم من وحدتين صغيرتين محددتين يمكن فصلهما عن بعضهما بطرق عديدة وذلك مثل خفض تركيز ايونات المغنسيوم فى الوسط الموجود به تلك الريبوزومات . ويتراوح قطر الريبوزوم بين ١٥٠ - ٢٥٠ انجستروم (٣٠٠ انجستروم) فى حالة الخلايا العضلية المخططة) . ويعتبر بعض العلماء ان اجسام نسل ما هى الا تجمعات كثيفة من الريبوزومات .ولكن هذا الرأى لا يزال فى حاجة الى بحوث أخرى لتاييده أو نفيه .

وهنـــاك نـــوع آخـــر من الريبـوزومات يطلق عليها هديدة الريبوزومات (polyribosome or polysome) وتتكون كل واحدة من ٤-٧ ريبوزومات يربطها خيط دقيق (قطره ١٠-٢٠ الجستروم) . وتعتبر هذه الأجسام الوحدات الوظيفية فى عملية تخليق البرورتينات .

الميكروسومات MICROSOMES

ليست الميكروزومات تراكيب متميزة فى الخلية ، وانما هى تشكل مجموعة غير متجانسة من التراكيب الخلوية يمكن فصلها بالطرد المركزى .

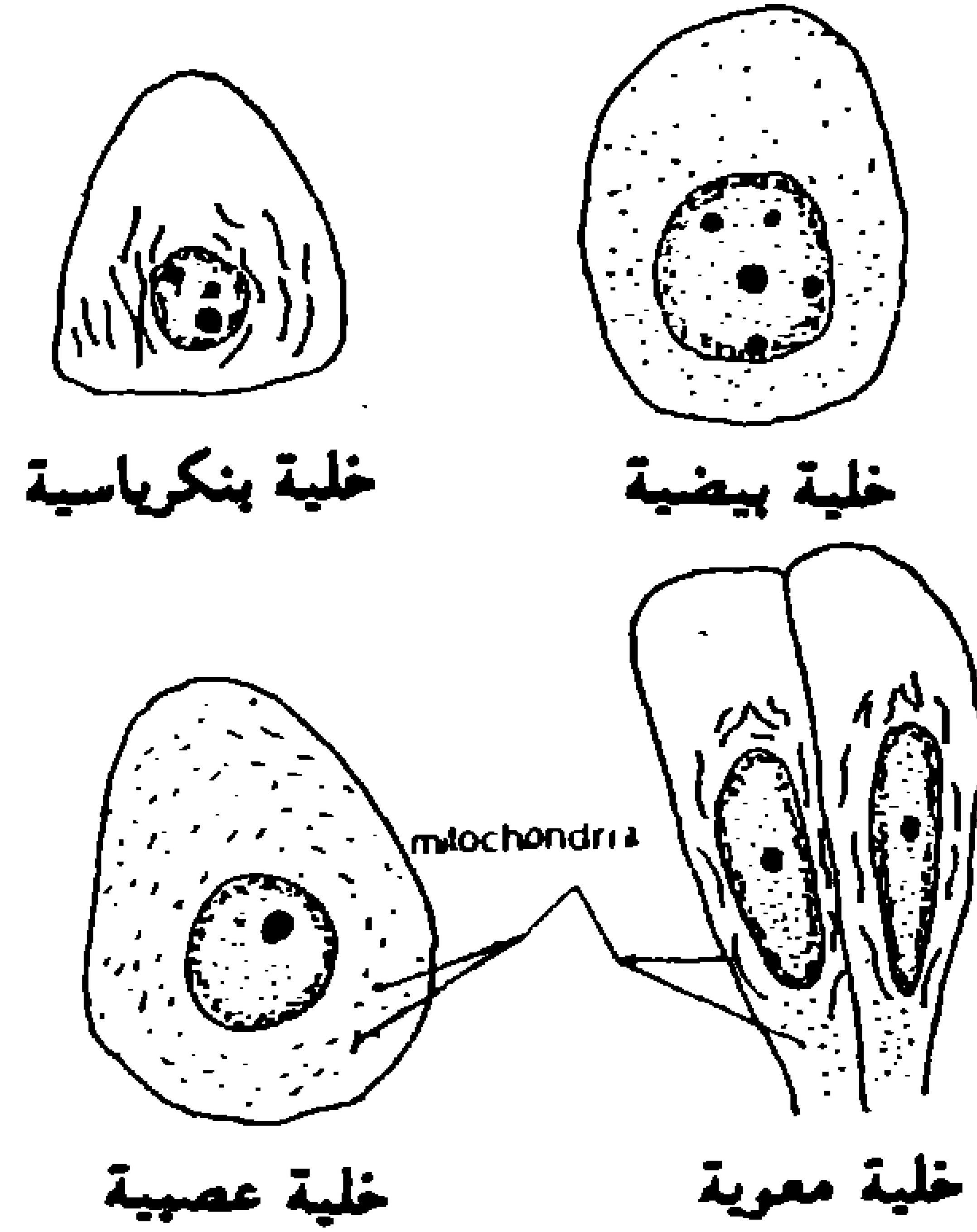
فباستعمال جهـاز القـوة الطـاردة المركزيـة ، يمكن الحصـول علـى جـزء به هذه الحبيبـات الدقيقـة تحـت الميكروسـكوبية ويسـمى الجزء الميكروسومى "microsome fraction or microsomes" . ويوضح الفحص الدقيق لهذا الجزء وجود الثلاث مكونات الرئيسية للشبكة الاندوبلازمية ، وهى أغشية الشبكة ، والريبوسومات المتصلة بأسطحها الخارجية ومحتويات تجاويف الشبكة التى قد تكون عديمة الشكل أو على شكل حبيبات دقيقة ، وقد توجد أجزاء سيتوبلازمية أخرى كما هو الحال فى ميكروسومات الخلايا الكبدية التى وجد انها تتكون من اجزاء من الشبكة الاندوبلازمية على هيئة حويصلات أو أنيبيبات منفصلة ، وقد تكون الريبوزومات متصلة بها أولا تكون ، بالاضافة الى ذلك يحتوى هذا الجزء الميكروزومى على بعض اغشية جهاز جولجى وأجزاء أخرى . وفى الخلايا الكبدية شوهد الجليكوجين واللفيريتين وبعض القطرات الدهنية فى هذا الجزء الميكروسكومى .

الفصل السابع

الميتوكندريا MITOCHONDRIA

كان ألتمان (Altmann) أول من وصف الميتوكندريا أو الكندريوسومات فى الخلايا العصبية فى عام ١٨٩٠ ، ثم تبعه بندا (Benda) فى عام١٨٩٧ ، وبعد ذلك أجريت بحوث كثيرة ثبت منها أن الميتوكندريا موجودة فى جميع الخلايا الحيوانية والنباتية .

والميتوكندريا عضيات حية موجودة فى سيتوبلازم الخلية . وترى بالميكروسكوب الضوئى على هيئة قضبان قصيرة أو خيوط دقيقة أو حبيبات صغيرة أو حوصلات . ويطلق



(شكل ٣٥)
نماذج من أشكال الميتوكندريا فى أنواع مختلفة من الخلايا

عادة على الأنواع التى توجد على شكل قضبان أو خيوط الكندريوكنتات (chondrioconts) ، أما الحبيبات فيطلق عليها كوندريوميتات (chondriomites) والكرية تسمى كندريوسفيرات (cohondriosphete) .

ويذكر كاودرى (Cowdry) أن هذه العضيات قد أطلق عليها حوالى خمسون اسما ،

ولكن ظل لفظ ميتوكندريا هو الأكثر استخداما . ويتكون هذا الاسم من لفظين لاتينين " ميتوس (mitos) = خيط ، كوندروس (chondros) = حبيبة " .

وتعتبر الميتوكندريا المولدات النباتية للطاقة (power plants) فى الخلايا ، أو ماكينات بيولوجية يتم فيها تحويل الطاقة الكيماوية الموجودة فى المواد الغذائية إلى نوع من الطاقة يتم استخدامه بواسطة الخلايا .

توضيح الميتوكندريا (demonstration) :

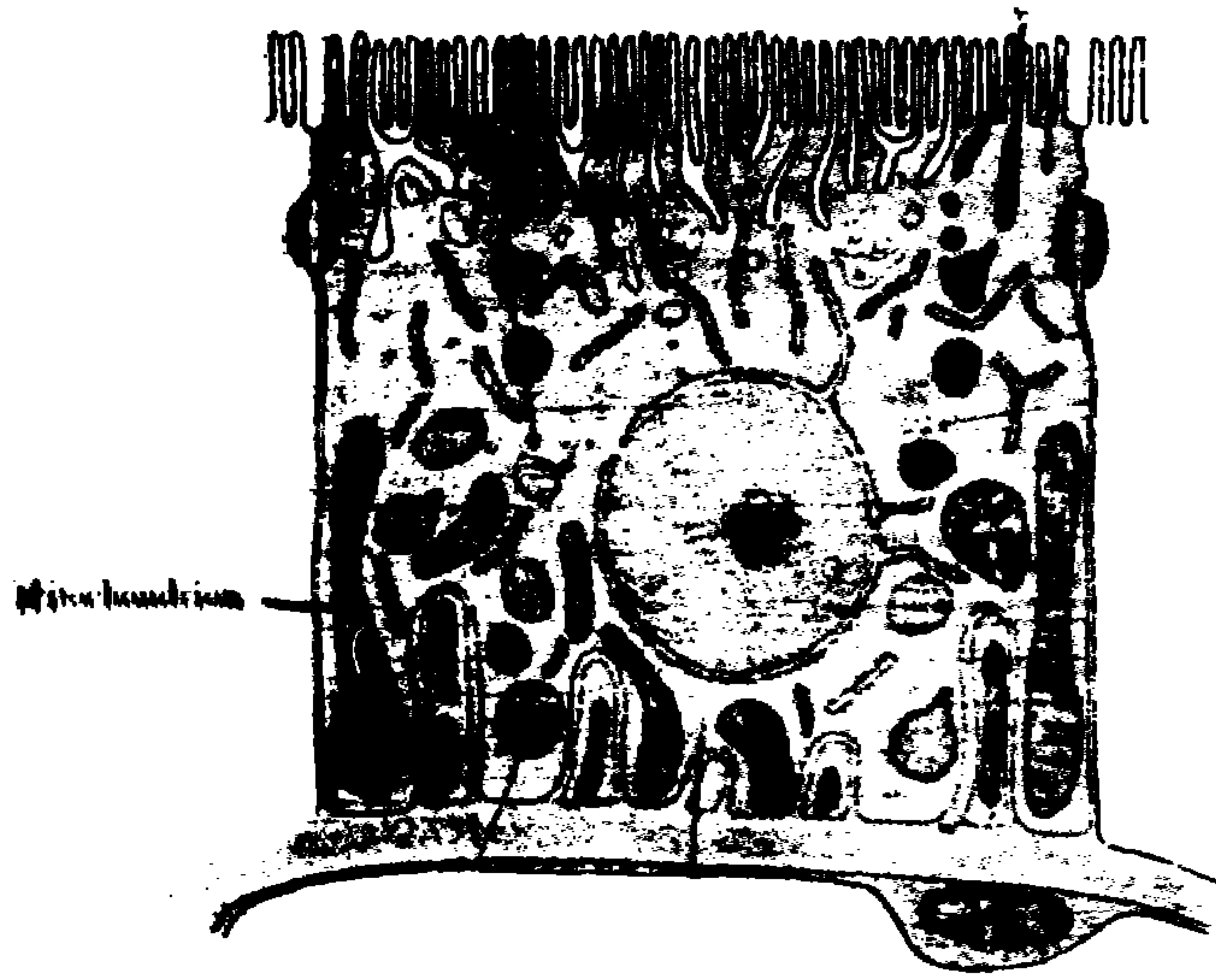
يمكن باستخدام ميكروسكوب التباين مشاهدة الميتكوندريا فى الخلايا الحية . ولكن ليس من السهل رؤيتها بالميكروسكوب الضوئى العادى نظرا لأن معامل انكسارها منخفض . ويمكن صبغ الميتكوندريا فى الخلايا الحية بمحاليل مخففة من صبغات جانس الخضراء والسوداء (Janus green & janus black) . ويصبغ جانسى الأخضر الميتوكندريا الحية بلون أخضر مشرب بالزرقة . ويرجع هذا اللون الى انزيم سيتوكروم اكسيديز الموجود فى الميتوكنديا ، فهو يعمل على الحفاظ على الصبغة فى صورتها المؤكسدة (الملونة) . ولكن هذه الصبغة تختزل إلى مادة قاعدية عديمة اللون فى السيتوبلازم المحيط بالميتوكندريا .

وتصبغ الميتوكندريا فى الخلايا المثبتة بواسطة الفكسين الحمضى لألتمان (Altmanns acidfuchsin) والومينات حديد الهياتوكسلين (iron-alum haematoxylin) ومحلول ريجو (Regaud's fluid) ومحلول بندا البنفسجى البلورى (Bends's crystal violet) . والأليزارين (alizarin) ومحلول شامبى (champy's fluid) وغيرها .

والميتوكندريا أجسام حساسة ولذلك فإنها قد تتفتت تحت تأثير المثبتات ولهذا يستخدم فى تثبيتها محاليل تعمل على الحفاظ على التركيب الدهنى البروتينى فيها وذلك تحت تأثير طويل المدى لمحاليل مؤكسدة مثل رباعى أكسيد الأوزميوم وحامض الكروميك وبيكرومات البوتاسيوم .

أشكال الميتوكندريا : Morphology of mitochondria

شكل الميتوكندريا ومكانها مميزة لكل نوع من أنواع الخلايا (شكل ٣٥) . ففى خلايا البنكرياس تكون على هيئة خيوط طويلة ، بينما تكون حبيبية الشكل فى البويضات والخلايا



(شكل ٣٦)
الميتوكندريا فى خلية كلوية

المنوية ، وفى الخلايا العصبية توجد الميتوكندريا على هيئة حبيبات وقضبان قصيرة ، وفى الخلايا الطلائية للأمعاء تكون الميتوكندريا بيضاوية عند قمة النواة وخيطية على جانبيها بينما تكون على هيئة حبيبات فى الجزء القاعدى للخلية . وقد يتغير شكل الميتوكندريا فى نفس الخلية تبعا لنشاطها كما يحدث فى خلايا الكبد والبنكرياس (شكل ٣٦) .

عدم تجانس الميتوكندريا Heterogenity of mitochondria

وعلى الرغم من أن شكل الميتوكندريا متجانس فى الخلايا المختلفة فى العضو الواحد ، إلا أنه قد يوجد أكثر من نمط فى خلايا العضو الواحد كما هو الحال فى كبد الثدييات . ويطلق على هذه الظاهرة " عدم تجانس الميتوكندريا " (mitochondrial heterogeneity) ، ويعتبر هذا الاختلاف مرتبطا بنشاط الخلايا المختلفة . فعند حافة الفصوص الكبدية تكون الميتوكندريا خيطية ، وفى الخلايا المركزية الداخلية تكون الميتوكندريا حبيبية الشكل ، بينما تحتوى المنطقة المتوسطة من الفصول الكبدية على خليط من الميتوكندريا الحبيبية والعضوية والخيطية . ويعتقد بعض العلماء ان المناطق الخارجية للفصوص تمثل أجزاء بالغة النشاط (maximum) وتكون المناطق المتوطة بينهمـــا متوسطة النشاط (intermediate activity) بينما تعتبر المناطق الداخلية بالغة الخمول (maximum repose) ، وتفسير ذلكأان ، الوريد الكبدى البابى الذى يحمل المواد الغذائية المهضومة من القناة الهضمية يصل الى حواف الفصوص الكبدية أولا , وهنا يتطلب نشاطا مرتفعا فى تلك الخلايا .

ويختلف حجم (size) الميتوكنديا فى الخلايا المختلفة ، ففى معظم الخلايا يكّون عرض الميتوكنديا ثابت تقريبا (حوالى ٥ر. ميكرون) ولكن أطوالها تختلف وقد تصل إلى ٧ ميكرونات . ويتوقف طول الميتوكوندريا على نشاط الخلية ، وبذلك يمكن مشاهدة أنواع رفيعة جدا (٢ر. ميكرون) أو قضبان غليظة نسبيا (٢ ميكرون) . كذلك يتوقف حجم الميتوكندريا وشكلها على الضغط الأسموزى والأس الهيدروجينى للمثبت المستخدم .

ويختلف عدد (number) الميتوكندريا تبعا لنوع الخلايا ووظائفها وحالتها ، فمثال يبلغ متوسط عدد الميتوكندريا فى الخلية الكبدية للثدييات ٢٥٠٠ تقريبا ، وينخفض هذا العدد انخفاضا كبيرا (٢٠٠ - ٨٠٠) عندما تصبح الخلية الكبدية سرطانية .

وتنتشر الميتوكندريا عادة فى أنحاء السيتوبلازم ولكنها فى حالات قليلة قد تتركز فى مناطق معينة فى السيتوبلازم كما فى خلايا الكلية (شكل ٣٦) حيث تتجمع الميتوكندريا فى المنطقة القاعدية للخلية قريبا من الشعيرات الدموية . وقد تتكدس الميتوكنديا حول النواة أو عند حافة الخلية ، إلا أن هذا التواجد يشاهد عادة فى الحالات المرضية .

كذلك يشاهد هذا التوزيع فى الخلايا التى تحتوى على كميات كبيرة من المحتويات الخلوية (مثل الجليكوجين والدهون) التى تدفع الميتوكندريا إلى منطقة معينة من الخلية .

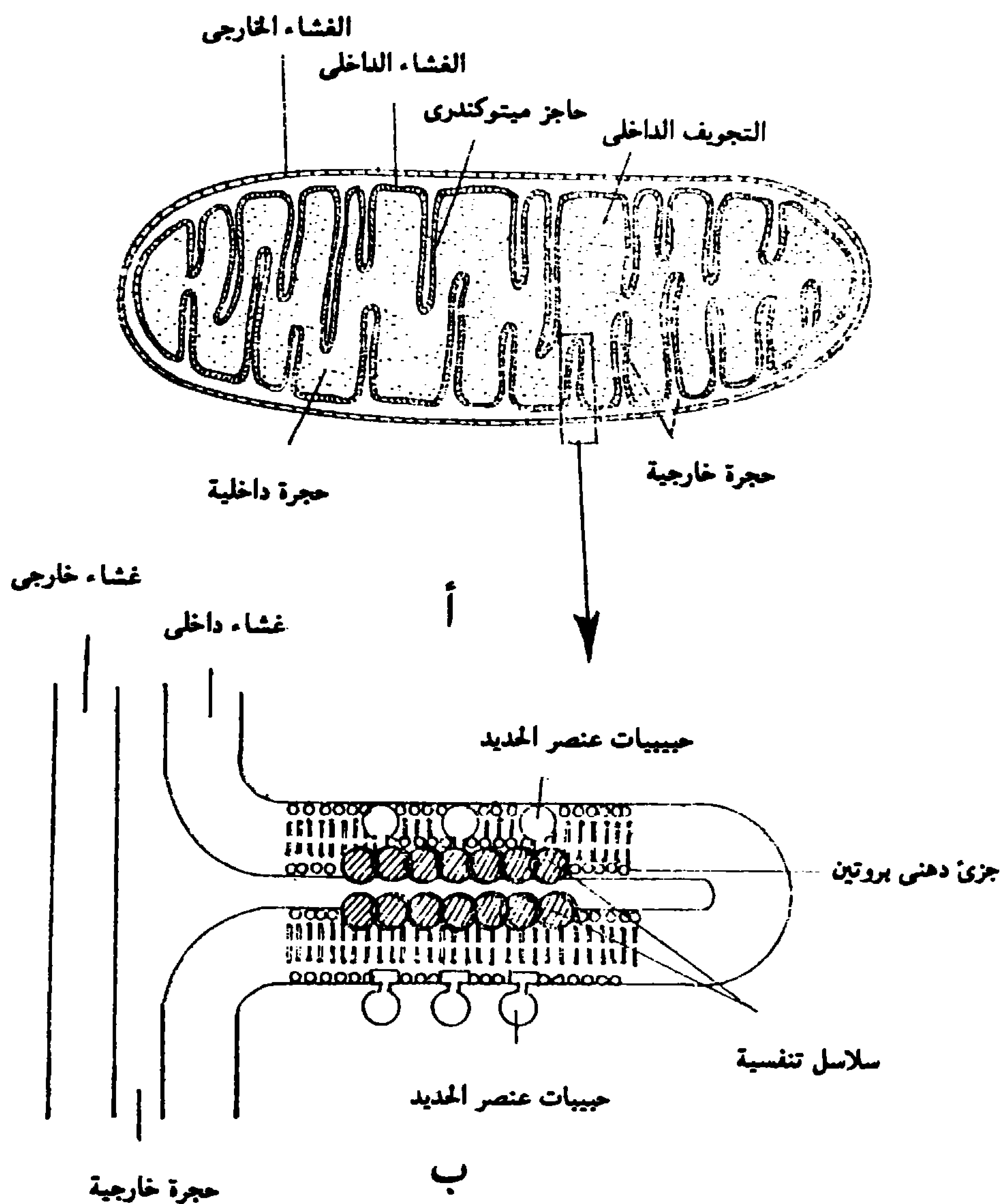
وتوزيع الميتوكندريا مرتبط بوظيفتها كمصدر للطاقة ، فهى تتحرك بحرية فى بعض الخلايا حاملة معها الادينين ثلاثى الفوسفات (ATP) إلى حيث تحتاج الخلية ، وفى حالات أخرى تتركز الميتوكندريا فى المكان الذى يكون فى حاجة أشد إلى مزيد من الطاقة . ففى خلايا شبكية العين (القضبان والمخروطات) تحتل الميتوكندريا المنطقة الداخلية ، بينما تشاهد عند حافة السيتوبلازم فى الخلايا العصبية الحركية .

التركيب الدقيق للميتوكندريا (ultrastructure) :

تظهر الميتوكندريا عند تصويرها بالميكروسكوب الالكترونى محاطة بغشاء خارجى أملس (سمكه حوالى ٦٠ انجستروم) يبدو أنه يرتبط بخاصية النفاذية فى هذه العضيات . ويوجد للداخل من هذا الغشاء وعلى مسافة سمكها حوالى ٦٠ - ٨٠ انجستروم غشاء آخر (سمكه حوالى ٦٠ انجستروم) يمتد داخل تجويف الميتوكندريا على هيئة عدد من الحواجز أو الفواصل (يطلق عليها الأعراف أو الحواجز الميتوكندرية (mitochondrial ridges or cristae-mitochondriales) تقسم التجويف الداخلى إنقساما غير تام إلى عدد من الحجرات الصغيرة . وعلى ذلك يقسم الغشاء الداخلى الميتوكندريا إلى حجرتين : (أ) حجرة خارجية تقع بين الغشائين وتمتد داخل الحواجز الميتوكندرية ، (ب) حجرة داخلية يحدها الغشاء الداخلي وتمتلئ بمادة كثيفة نسبيا يطلق عليها « المادة الخلالية للميتوكندريا » " mitochondrial matrix " (شكل ٣٧ و ٣٨) .وتكون هذه المادة متجانسة عادة ، ولكن تظهر فيها فى بعض الحالات مادة خيطية رقيقة أو حبيبات عالية الكثافة . وتعتبر هذه الحبيبات أماكن للربط بين الكاتيونات الثنائية خاصة المجنيزيوم والكالسيوم .

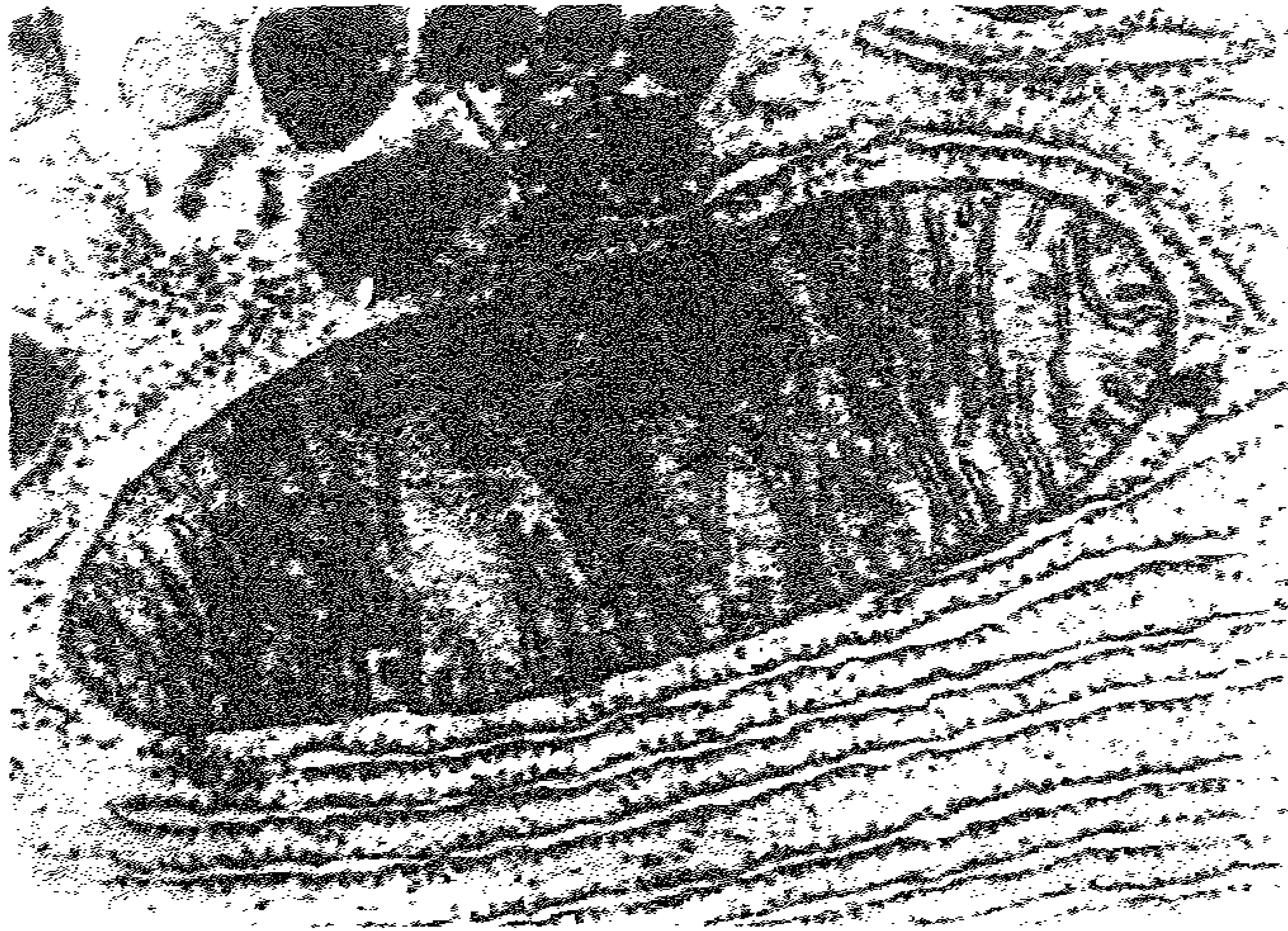
ولا يختلف تركيب الغشاء الخارجى للميتوكندريا فى أى نوع من الأنواع ، ولكن الغشاء الداخلي والحواجز الميتوكندرية متغيرة فى الأنواع المختلفة من الميتوكندريا . ويختلف الغشاءان عن بعضهما فى الميتوكندريا الواحدة .

وكما سبق القول فإن الحواجز الميتوكندرية تقسم الحجرة الداخلية انقساما غير كامل ،



(شكل ٣٧)
التركيب الدقيق النموذجى لأحد الميتوكندريا

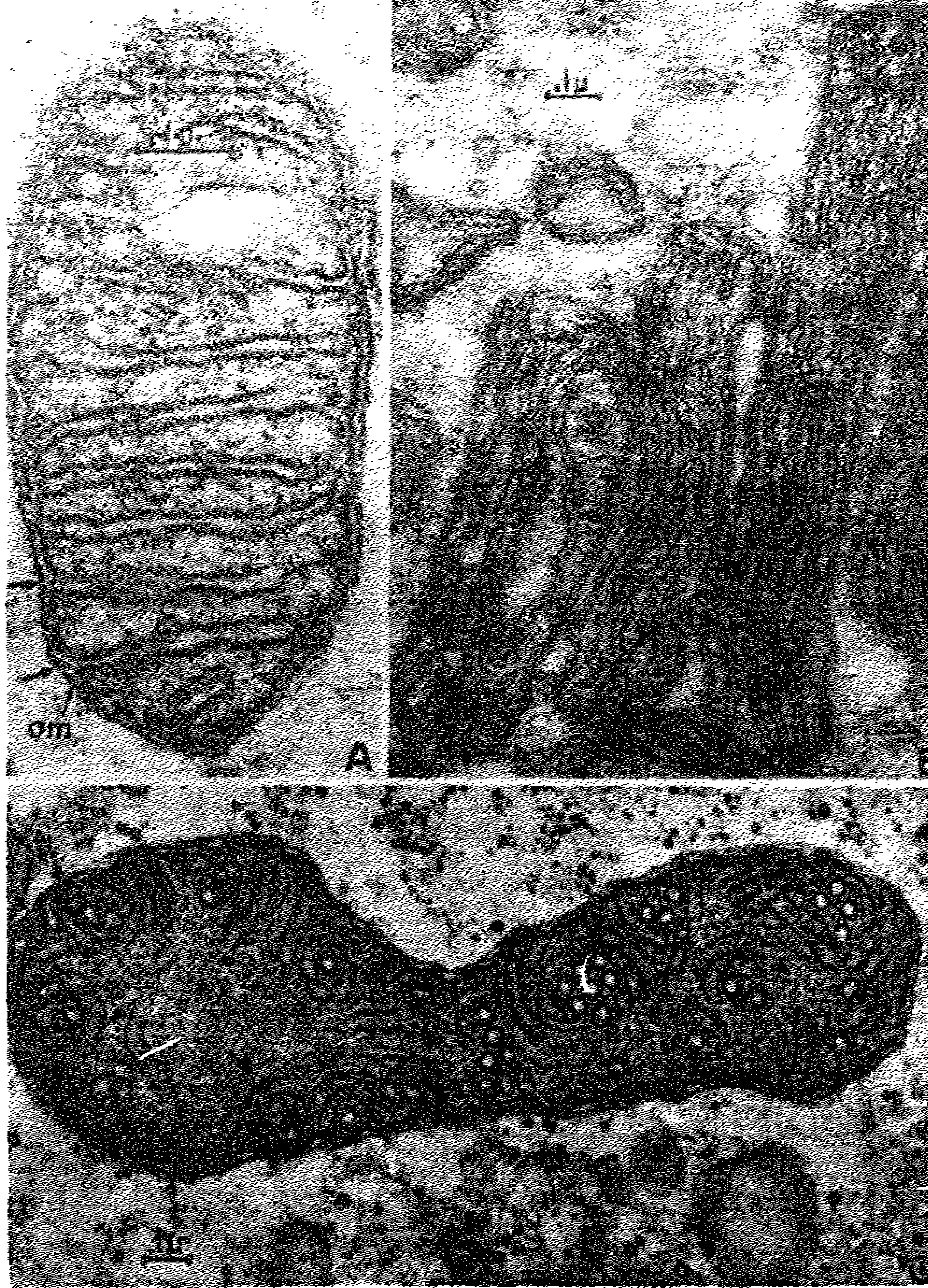
وتمتد هذه الحواجز عرضيا عبر الميتوكندريا أو طوليا موازية للمحور فى البعض الآخر ، أو قد تكون حلزونية فى بعض الأنواع (شكل ٣٨) .



(شكل ٣٨)
الميتوكندريا بالميكروسكوب الالكترونى

وفى بعض الأنواع تتفرع هذه الحواجز مكونة شبكة كثيفة داخل الميتوكندريا . ويعـــتبر وجود هذه الحواجز ومظهرها نوعا من التحور للحصول على سطح متسع تتم عليه العمليات الحيوية . وهذا واضح من فحص الميتوكندريا فى خلايا العضلات (بما فى ذلك عضلات القلب وعضلات الطيران) حيث يلاحظ بها وفـــرة من الحواجـــز الميتوكندريـــة (شكل ٣٩) .

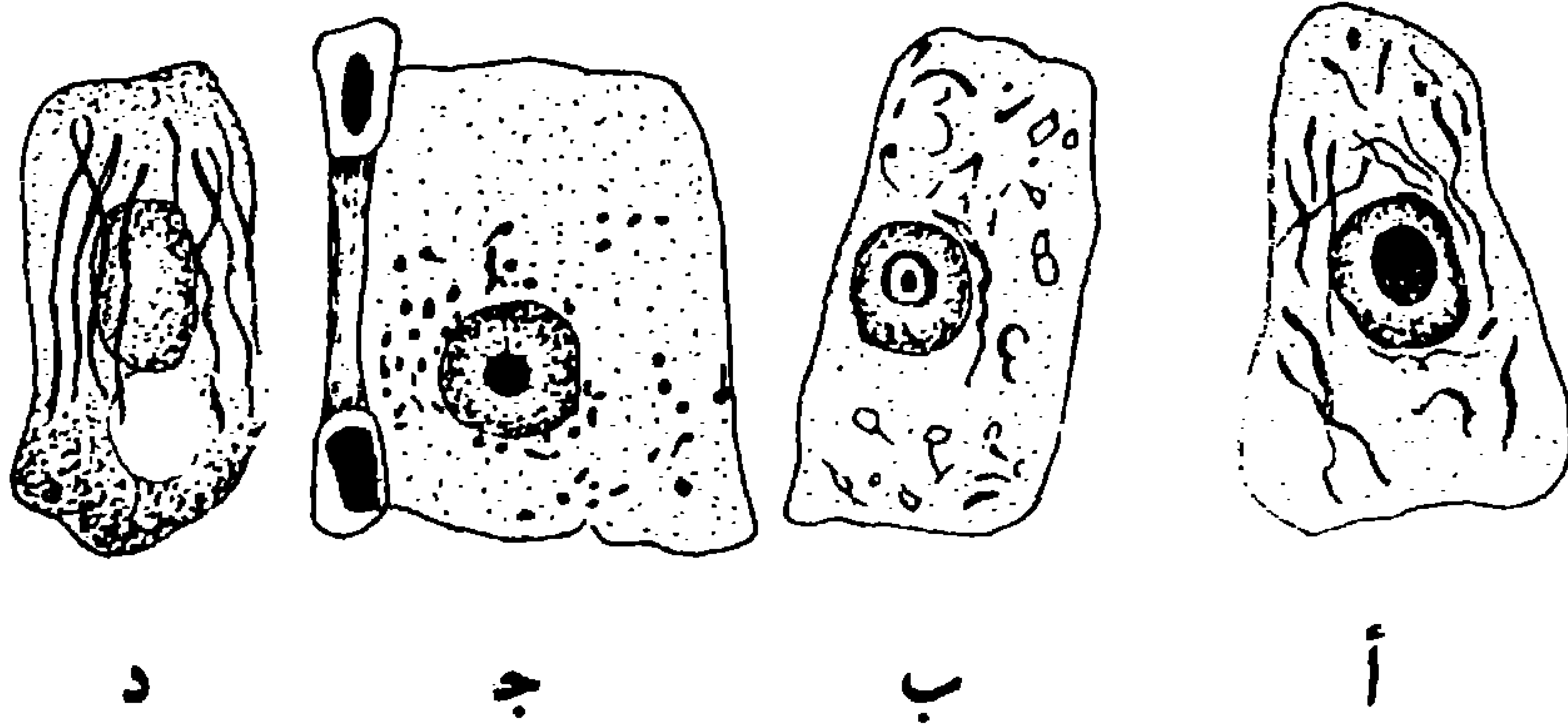
كذلك تحتوى الميتوكنديا على حبيبات بالغة الدقة موزعة بانتظام على الحواجز الميتوكندرية ، وتمثل هذه الحبيبات تجمعات من الإنزيمات التنفسية وتحتوى كل ميتوكندريا فى الخلايا الكبدية على حوالى ١٥٫٠٠٠ من هذه التجمعات الانزيمية ، وقد يبلغ عددها ١٠٠٫٠٠٠ فى خلايا عضلات الطيران ، ولذلك تعتبر الميتوكندريا بطاريات انزيمية (enzyme batteries).



(شكل ٣٩)
أنماط مختلفة لتنظيم الحواجز الميتوكندرية (بالميكروسكوب الالكترونى)

سلوك الميتوكندريا (Behaviour) :

تستجيب الميتوكندريا لتغيرات الضغط الأسموزى الذى يحدث فى الوسط الموجودة به . وتكون الميتوكوندريا دائما فى حالة حركة مستمرة ، قد تكون حركة اهتزازية فى اماكنها او حركة نشطة من منطقة إلى أخرى فى السيتوبلازم . ويرى البعض أن الميتوكندريا حساسة للحرارة وأنها تنصهر عند حوالى ٥٠° م وإن كان البعض الآخر قد أنكر ذلك .



(شكل ٤٠)
التغيرات التى تحدث فى الميتوكندريا فى الخلايا الكبدية تحت تأثير التجويع والتغذية العادية

وترتبط بعض تغيرات الميتوكندريا بحالتها الوظيفية ، فعلى سبيل المثال عند تجويع الحيوان لبضعة ايام تنتفخ الميتوكندريا وتصبح مادتها الخلالية (matrix) رائقة صافية ويصحب ذلك تغير فى تركيبها الداخلى . وعقب اغتذاء الحيوان تعود الميتوكندريا الى حالتها العادية . (شكل ٤٠)

وللميتوكندريا حساسية بالغة لما يحدث فى الخلايا . ولهذا فان الضغط الهين على الأنسجة قبل تثبيتها كفيل بتفتيت الميتوكندريا الخيطية إلى حبيبات صغيرة . وفى خلايا الحيوان المصاب بالإسقربوط تتكسر الميتوكندريا وتتجمع مع بعضها . وعند التسمم بالسيانور فإن الميتوكندريا على الرغم من احتفاظها بشكلها إلا أن حركتها تقل بدرجة كبيرة . فاذا علمنا أن السيانور يبطئ بعض انزيمات التنفس ، فإن ذلك يلقى ضوءا على أن الميتوكندريا لها وظيفة تنفسية فى الخلايا .

وعند استخدام القوة الطاردة المركزية العالية تتكتل الميتوكندريا نحو قطب الخلية البعيد عن المركز (**قوة مركزية طاردة** Centrigugal force) بينما يتجه جهاز جولجى نحو القطب القريب من المركز (**قوة مركزية جاذبة** Centripetal force) ، ومعنى ذلك أن الميتوكندريا أثقل من اجسام جولجى ، كذلك يمكن استخلاص الميتوكندريا من الخلايا الكبدية وذلك تحت تأثير القوة الطاردة المركزية .

وفى أثناء انقسام الخلية تظهر الميتوكندريا ميلا نحو التجمع حول مغزل الخلية ، وعند الانقسام فإن الخليتين الناتجتين تتقاسمان الميتوكندريا بالتساوى .

التركيب الكيماوى للميتوكندريا ووظائفها :

Chemistry and functions of mitochondria

يختلف التركيب الكيماوى للميتوكندريا فى خلايا الأنسجة المختلفة فى الظروف المتباينة ، كما يتأثر بالتغيرات المرضية فى الخلايا ، وتحتوى الميتوكندريا على كل من الليبيدات (حوالى ٣٠٪) والبروتينات (حوالى٧٠٪) . وقد اقترح بورن (Bourne) فى عام ١٩٤٢ أن الميتوكندريا قد تكـون محاطة بطبقة بروتينية تمنع عنها تأثير الصبغات الدهنية . ويعطى تفاعل ميلون (Millon reaction) – المميز للبروتينات – نتائج إيجابية مع الميتوكندريا . وعندما يتم هضم او استخلاص البروتينات من الميتوكندريا بواسطة أنزيم البيسين فإنه يتعذر عندئذ توضيح الميتوكندريا بواسطة تفاعل ميلون .

وباستخدام الميكروسكوب الفلورسنتى تبين أن الميتوكندريا تحتوى على ڤيتامين أ . وتعطى الميتوكندريا أيضا تفاعلا موجبا مع ثلاثى كلوريد الانتيمون الذى يميز الكاروتينات (carotenoids) بصورة عامة . كما تمكن بعض الباحثين من توضيح الميتوكندريا باستخدام نترات الفضة مع حامض الخليك مما يشير الى احتوائها على ڤيتامين حـ . وقد أشار البعض أيضا الى وجود أنواع من ڤيتامين ب المركب (vitamin B-complex) فى الميتوكندريا .

ويوجد الحديد (iron) فى الميتوكندريا كعنصر أساسى فى تركيب إنزيمات السيتوكروم . ويرى بعض العلماء أن الميتوكوندريا تحتوى على إنزيمات بروتوليتية (انزيمات محللة

البروتينات (proteolytic enzymes) . وقد توضح ذلك بالمثال التالى : شوهد فى الأميبا أن المواد الغذائية الدقيقة تتجمع بجوار الميتوكندريا ، وعندئذ تتكون فجوة غذائية (food vaculole) تحتوى عليهما معا . ويصحب هضم الطعام داخل تلك الفجوات اختفاء الميتوكندريا تدريجيا مما يشير إلى استهلاك الميتوكندريا فى عملية الهضم .

والإنزيمات التنفسية (respiratory enzymes) مثل السيتوكروم المؤكسد (سيتوكروم اكسيديز cytochrome oxidase) وإنزيم نازع الهيدروجين السكسينى (سكسينيك دى هيدروجينيز succinic dehydrogenase) موجودة بوفرة فى الميتوكندريا . وعلى ذلك تعتبر الميتوكندريا مراكز التنفس فى الخلايا . وقد لاحظ جرين (Green) فى عام ١٩٦١ أن الميتوكوندريا بالرغم من تفتتها إلى قطع صغيرة فانها ظلت مستمرة فى أداء وظائفها التنفسية . ويلاحظ أن سلاسل الأحماض الدهنية الطويلة تتأكسد إلى ثانى أكسيد الكربون والماء تحت تأثير الميتوكندريا المتفتتة . ويمكن الاستدلال على وجود الانزيمات التنفسية فى الميتوكنديا من أن السيانيد - المعروف عنه انه يعمل على تثبيط العمليات التنفسية - يتسبب أيضا فى أن الميتوكندريا تعجز عن أداء وظائفها التنفسية .

ولتوضيح دور الميتوكندريا فى التنفس ، وجد كل من موسى وينهاوى فى عام ١٩٦٢ أن المبيدات الحشرية تؤثر على الميتوكوندريا فى الخلايا العصبية للحشرات ، فتتجمع الميتوكوندريا مع بعضها مكونة كتلا كبيرة الحجم نسبيا . وقد انعكس ذلك على تنفس الحشرة فأصبح عميقا وعنيفا . ويشير ذلك إلى أن تجمع الميتوكندريا مع بعضها نتج عنه اختزال أسطح الميتوكنديا التنفسية ، ونتيجة لذلك فإن كمية قليلة من الأكسجين هى التى امكن لخلايا هذه الحشرات الاستفادة منها ، مما دفع الحشرات إلى بذل مجهود كبير فى عملية التنفس لكى تعمل على إسراع معدلها . وعقب ذلك أخذت الحركات التنفسية فى البطء بصورة تدريجية حتى توقفت تماما وماتت هذه الحشرات .

ويعمل العديد من الإنزيمات والإنزيمات المشاركة (coenzymes) داخل الميتوكندريا فى تنظيم متناسق ، هذا بالاضافة إلى عدة عوامل مشاركة وڤيتامينات ومعادن أساسية لقيام الميتوكندريا بوظائفها . والوقود الأساسى الذى تتطلبه الميتوكندريا هو الفسفات والفسفات ثنائى الأدينين (ADP) ، وينتج عن ذلك فى النهاية الفسفات ثلاثى الأدينين (ATP) بالاضافة إلى ثانى أكسيد الكربون والماء .

والمعروف أن المواد الغذائية الأساسية الثلاثة (الكربوهيداتات والبروتينات والدهون) تتحول فى النهاية داخل السيتوبلازم إلى استيل إنزيم A المرافق (acetyl coenzyme A) . وعندما تصل هذه المادة إلى داخل الميتوكندريا فإن مجموعة الخملات تدخل دورة **كريبى ثلاثية الكاربوكسيل** " Kreb's tricarboxylic acid cycle " (وتسمى كذلك **حامض الليمونيك** citric acid cycle) حيث تحدث فيها سلسلة معقدة من التغيرات تحت تأثير انزيمات مختلفة تؤدى إلى انتزاع مجموعة الكاربوكسيل منها ، حيث يفقد ك أ ^{2} فى أماكن عديدة من هذه الدورة . ويزال أزواج من الالكترونات (أوالمكافئ لها من ذرات الهيدروجين) بواسطة الإنزيمات نازعة الهيدروجين (dehydrogenases) ، ثم تدخل السلسلة التنفسية ، وفى نهايتها تتحد بالاكسجين الجزئى مكونة الماء .

وتعتبر السلسلة التنفسية (وتعرف أيضا بمجرى أو ممر انتقال الالكترونيات) الجهاز الرئيسى لتحويل الطاقة فى الميتوكندريا . وتشتمل المكونات الأساسية للسلسلة التنفسية على اثنين من انزيمات الفلافين البروتينية (succinic and DPN dehydrogenases) ، ٤ أنواع من السيتوكروم وحديد لاهيمى ونحاس ، وإنزيم Q المرافق (coenzyme Q) ، ويتكون الأدينوزين ثلاثى الفسفات (ATP) أثناء عمليات التحول فى السلسلة التنفسية من الأدينوزين ثنائى الفسفات (ADP) ومجموعة الفسفات(أنظر فصل ٢٢ لمزيد من التفصيل) .

مناطق الإنزيمات فى الميتوكنديا

الموجد (المادة الخلالية Matrix)	الأغشية Membranes
---	---
دورة كريبس :	سلسلة الانزيمات التنفسية
Kreb's cycle :	respiratory chain enzymes:
aconitase	DPN dehydrogenase
malic dehydrogenase	succinic dehydrogenase
fumarase	cytochrome oxidases
isocitric dehydrogeore	isocitric dehydrogeore
condensing enzymes	condensing enzymes
pyruvic and ketoglutaric dehydrogenose	pyruvic and ketoglutaric
fatty acid cycle	
crotonase	
acyl dehydrogenase	

وعند تعريض معلق من الميتوكندريا لاهتزازات صوتية ، فإن البروتينات الذائبة الموجودة داخل المادة الخلالية تنطلق من الميتوكندريا تاركة الأغشية الميتوكندرية فى الجزء المترسب .

وتمثل البروتينات الذائبة معظم الإنزيمات التى تشتمل عليها دورة كريبس ودورة الأحماض الدهنية ، وتحتوى المادة الخلالية أيضا على نيوكليوتيدات مختلفة وكذلك على نيوكليوتيدات إنزيمات مرافقة والكتروليتات غير عضوية مثل البوتاسيوم k^+ والفسفات HPO 4 والمجنيزيوم Mg^{++} ، والكلوريد Cl^- ، ورباعى أكسيد الكبريت SO 4 . ويحتوى الجزء غير الذائب على جميــع إنزيمات السلســلة التنفســية بالاضــافة إلى الإنزيمات المكملة (المزاوجة) للفسفرة التأكسدية . ويرى بعض العلماء إن الغشاء الداخلى للميتوكندريا والحواجز الميتوكندرية تحتوى على غالبية - إن لم يكن جميع - إنزيمات هذه السلسلة . وتوجد انزيمات الغشاء الداخلى للميتوكوندريا مرتبة فى تجمعــات متماسكة وموزعة بانتظام (على مسافات متساوية) فى الحواجز الميتوكندرية . وتوجد تجمعات الإنزيمات التنفسية فى مجموعات متساوية الجزئيات ، فعلى سبيل المثال يوجد فى السلسلة جزئ من انزيم نازع الهيدروجين السكسينى لكل جزئ سيتوكروم أو سيتوكروم مؤكسد .

ويمكن تلخيص المهمات الوظيفية للميتوكندريا فيما يلى :

١ - تعتبر الميتوكندريا المراكز التنفسية للخلية وذلك لاحتوائها على الإنزيمات التنفسية .

٢ - تحتوى الميتوكندريا - حسب ملاحظة بعض الباحثين - على إنزيمات محللة وانزيمات بناءة (hydrolytic and synthesizing enzymes) فى الكائنات البدائية . وقد قام هورننج (Horning) بتوضيح ذلك فى الاميبا . ويعتقد هذا العالم أن الميتوكندريا تستخدم فى الأوليات (protozon) لهضم المواد الغذائية . كذلك لوحظ فى الكائن البدائى أوبالينا (opalina) أن المواد الحضرية تتجمع على أسطح الميتوكوندريا ، وبعد فترة تنفصل حبيبات من هذه المواد وتنتشر فى السيتوبلازم . وقد اتضح أن هذه الحبيبات عبارة عن جسيمات بروتينية تم تخليقها من الغذاء الحضرى تحت تأثير الميتوكندريا .

٣ - كذلك يرى البعض أن الميتوكندريا مسئولة عن انتاج حبيبات **الزيموجين** (zymogen) فى خلايا البنكرياس . فاذا كان الأمر كذلك فإن هذا يعنى أن الميتوكندريا تنتج إنزيمات تستخدم فى عملية الهضم خارج الخلايا ، وعلى ذلك يبدو أنها تقوم بوظائف متشابهة فى كل من الحيوانات البدائية والحيوانات الراقية .

٤ - ترتبط الميتوكندريا **بأيض الدهون** (fat metabolism) فى الخلية (شكل ٤١) . ومنذ اكتشاف ألتمان (Altmann) للميتوكندريا لوحظ وجود علاقة بين الميتوكندريا والليبيدات ، فقد شوهد فى كل من خلايا الكبد والبنكرياس ، بعد فترة وجيزة من تجويع الحيوان ، أن الميتوكندريا تصبح ، لصيقة بقطيرات الليبيد . ويوضح الميكروسكوب الالكترونى أن هناك عملية أيض نشطة قد حدثت فى الدهون تحت تأثير الأحماض الدهنية المؤكسدة الموجودة فى الميتوكندريا . والمعروف أنه بعد وقت قصير من تجويع الحيوان تنتقل عمليات الأيض فى الخلية من الكربوهيدرات الى الأحماض الدهنية التى يتم أكسدتها بنشاط لكى يتيسر استعمالها فى المسار المألوف لدورة كريبس التى توجد فى الميتوكندريا .

٥ - وتلعب الميتوكندريا دورا هاما فى تكوين المح الزلالى (albuminous yolk) فى البويضات .

٦ - وتكون الميتوكندريا غلاف الخيط المحورى (sbeath of the axial filament) فى القطعة المتوسطة للحيوان المنوى .

منشأ (أصل أو مصدر) الميتوكندريا : origin of mitochondria

لا يوجد حتى الآن اتفاق عام على نشأة الميتوكندريا أو مصدرها ، غير أنه توجد ثلاثة مقترحات فى هذا الشأن :

أول - انقسام الميتكوندريا السابق وجودها :

Division of pre-existing mitochondria

يرى غالبية الباحثين ان الميتوكندريا تنشأ من ميتوكندريا موجودة فى الخلية نتيجة لعمليات مختلفة من التفلق والتكاثر . ويعضد هذا الرأى سلوك الميتوكندريا أثناء انقسام الخلايا ونموها .

الثانى - التخليق من جديد : De Novo Synthesis

ظهر هذا الرأى نتيجة لعمليات الطرد المركزى التى اجريت على بويضات قنفذ البحر حيث لوحظ أن الأجزاء التى تتجمع عند مركز الطرد لا تحتوى على ميتوكندريا - حسب ما يتضح نتيجة استخدام الصبغات المميزة لها - وأن هذه الأجزاء يتكون بها بعد فترة من مراحل النمو مجموعة كاملة من الميتوكندريا . وقد فسر ذلك على أن الميتوكندريا نشأت من جديد . ولكن يمكن الرد على ذلك بأنه لا يمكن استبعاد وجود ميتوكندريا صغيرة جدا (لا ترى بالمجهر العادى) فى الجزء الذى تم فحصه .

وتقدم الكيميـاء الحيويـة دليلا آخـر هـو أن متوسط عمر الميتوكندريا يتراوح بين ٥ - ١٠٠ يوما ، مما يبين بوضوح أن تكوين الميتوكندريا عملية مستمرة فى الخلية .

ويعتمد الرأى الثالث على الفحص بواسطة الميكروسكوب الالكترونى حيث شوهد اتصال اغشية الميتوكندريا بغشاء الخلية أو أغشية الشبكة الاندوبلازمية والغشاء النووى . وقد أدى هذا إلى الاعتقاد بأن الميتوكندريا قد تتكون من هذه الأغشية .

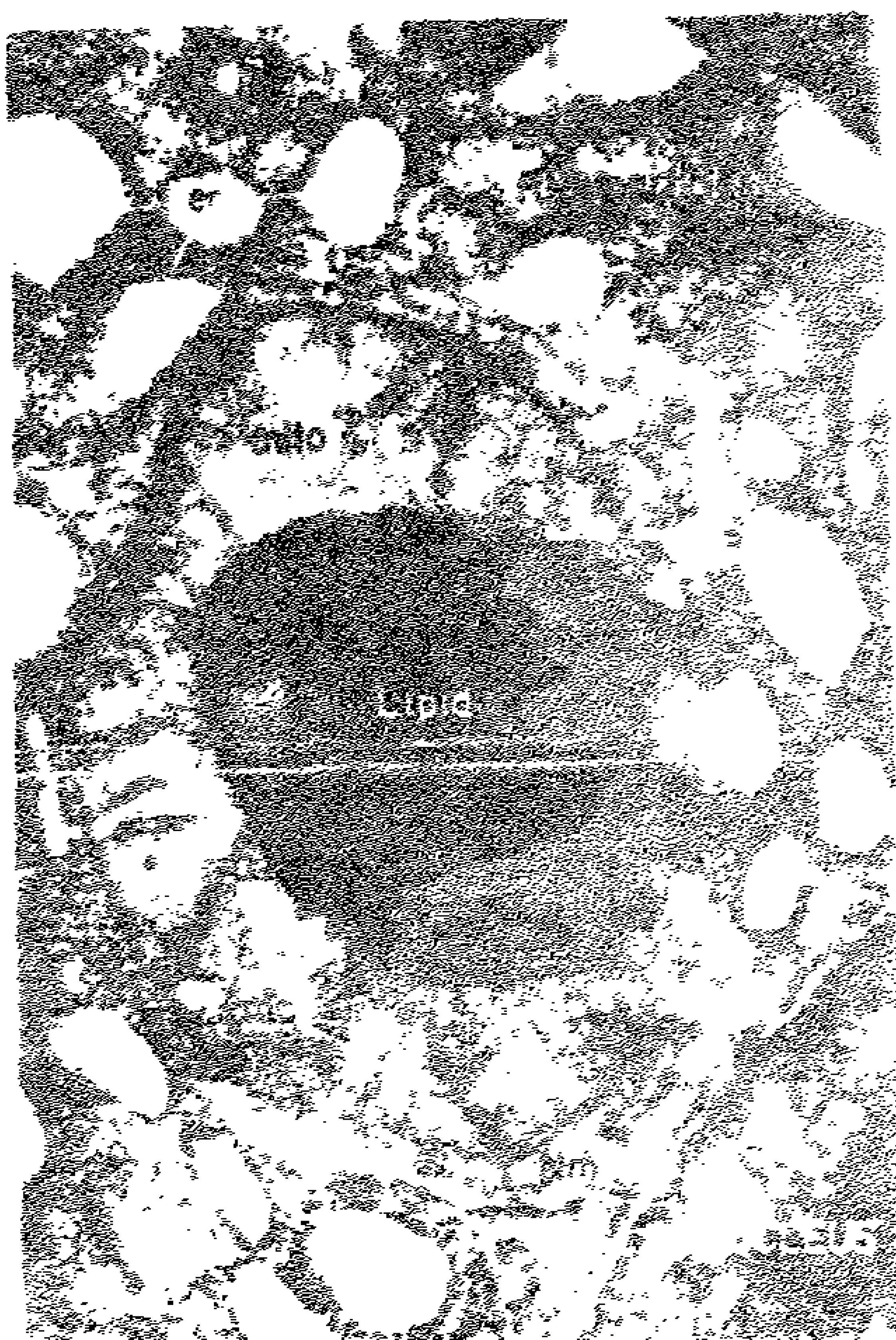
التغيرات المرضية (Pathological changes) :

تحدث فى الميتوكندريا تغيرات مرضية يمكن توضيحها بالأمثلة التالية :

١ - فى الخلايا السرطانية ، تحدث فى الميتوكنديا تغيرات دهنية ، فهى عادة تنتفخ وتفقد معظم اعرافها (internal ridges) ثم تتحول إلى قطيرة دهنية .

٢ - كذلك يوجد ما يشير الى ان الميتوكندريا فى الخلايا السرطانية تستجيب سريعا للاشعاعات فوق البنفسجية .

٣ - اثناء الإصابة بالاسقربوط (scurvy) تتجمع الميتوكندريا الخيطية حول النواة على هيئة كتلة كثيفة ، وذلك بدلا من توزيعها المتجانس فى السيتوبلازم . ثم تتهدم هذه الخيوط الى حبيبات صغيرة تصبح بعد ذلك حوصلية الشكل ، وتختفى بعد ذلك تدريجيا مع تقدم الاصابة .



(شكل ٤١)

تحول الميتوكندريا إلى قطرات دهنية فى بعض الحالات الفسيولوجية والمرضية

٤ - تؤثر المبيدات الحشرية على الميتوكندريا فى الخلايا العصبية تأثيرات ضارة (الاشكال ٤٢ - ٤٣) ، فتتجمع الميتوكنرديا مع بعضها مكونة عددا قليلا من الأجسام كبيرة الحجم . وتتحرك تلك الأجسام تدريجيا نحو حافة الخلية حيث يختفى معظمها فى النهاية .

٥ - فى حالة التسمم بالمورفين تتكسر الميتوكندريا العضرية فى الخلايا العصبية إلى حبيبات صغيرة ، وتقل قابليتها للصباغة بشكل ملحوظ (شكل ٤٤) .

٦ - كذلك وجد أن التسمم بواسطة السلفونال يؤدى إلى أن تصبح الميتوكندريا فى الخلايا الكبدية حبيبية الشكل ، ثم تهاجر بعد ذلك إلى حافة الخلية .

٧ - فى حالة التسمم بالفسفور ، تتكسر الميتوكندريا الخيطية فى خلايا البنكرياس إلى حبيبات صغيرة تندمج مع بعضها مكونة قطرات دهنية .

٨ - تتأثر حركة الميتوكندريا بشكل واضح بالمواد المخدرة فتقل حركتها .

٩ - أثناء تصويم الحيوان ، أو فى مراحل الشيخوخة تتحول الميتوكندريا الخيطية فى الخلايا الكبدية الى حبيبات صغيرة تختلفى بعد ذلك تدريجيا من الخلية . وفى الخلايا الكبدية المسنة تتحول بقايا الميتوكندريا إلى جسيمات حمراء تتجمع عند أقطاب الخلايا المتجهة نحو الجيوب الكبدية .

١٠- وبالمثل تتأثر الميتوكندريا بمعاملة الخلايا بأنواع أخرى من العقاقير الطبية مثل عقاقير التخدير .

الفصل الثامن

جهاز جولجى THE GOLGI APPARATUS

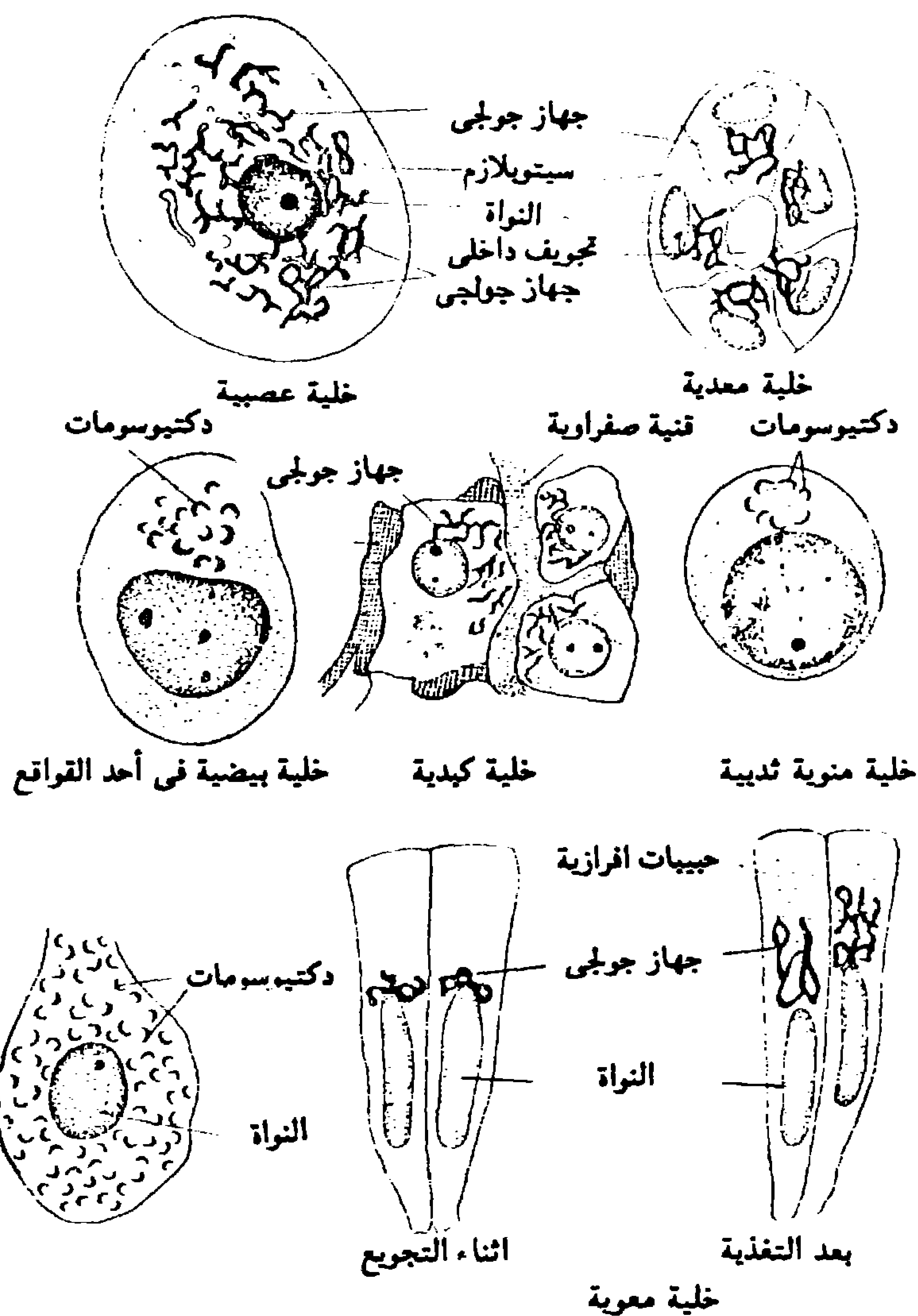
فى عام ١٨٩٨ وصف كاميللو جولجى(Camillo Golgi) فى الخلايا العصبية لبعض الفقاريات تركيبا شبكيا أطلق عليه فيما بعد **جهاز جولجى** (Golgi apparatus) . ومنذ ذلك الوقت أجرى العلماء الكثير من الدراسات على هذا التركيب حتى أمكن توضيحه فى جميع أنواع الخلايا على وجه التقريب .



(شكل ٤٢)
جهاز جولجى فى الخلية (A) طلائية معوية ، (B) خلية عصبية .

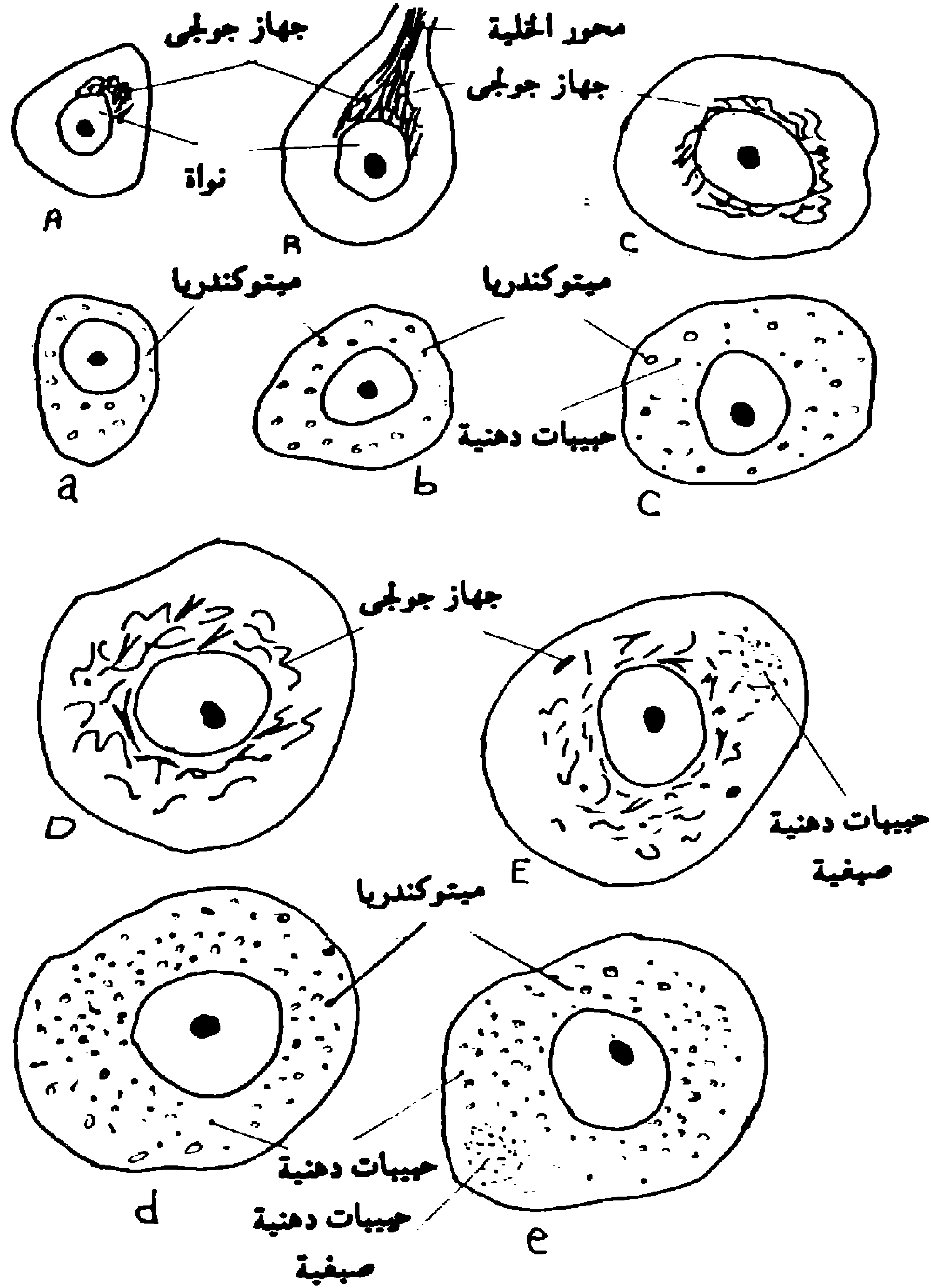
التركيب (Structure) :

يوجد جهاز جولجى فى جميع الخلايا الجسدية المتميزة فى الفقاريات (كما توضحه الطرق التقنينية الخاصة) على هيئة تركيب شبكى فى السيتوبلازم . وقد وصف جاتينبى



(شكل ٤٣)
انماط تواجد جهاز جولجى فى أنواع مختلفة من الخلايا

وتهامى موسى (Gqtenby & Tohamy Moussa) هذا الجهاز فى عام ١٩٤٩ باستخدام ميكروسكوب التباين على أنه جهاز قنوى (Canalicular system) أى جهاز مكون من أنابيب وحوصلات يتخلل جدرانها (مادة جهاز جولجى) الفضة والأوزميوم . وقد تأكد ذلك فيما بعد بواسطة كثير من العلماء بما فيهم من استخدموا الميكروسكوب الالكترونى .

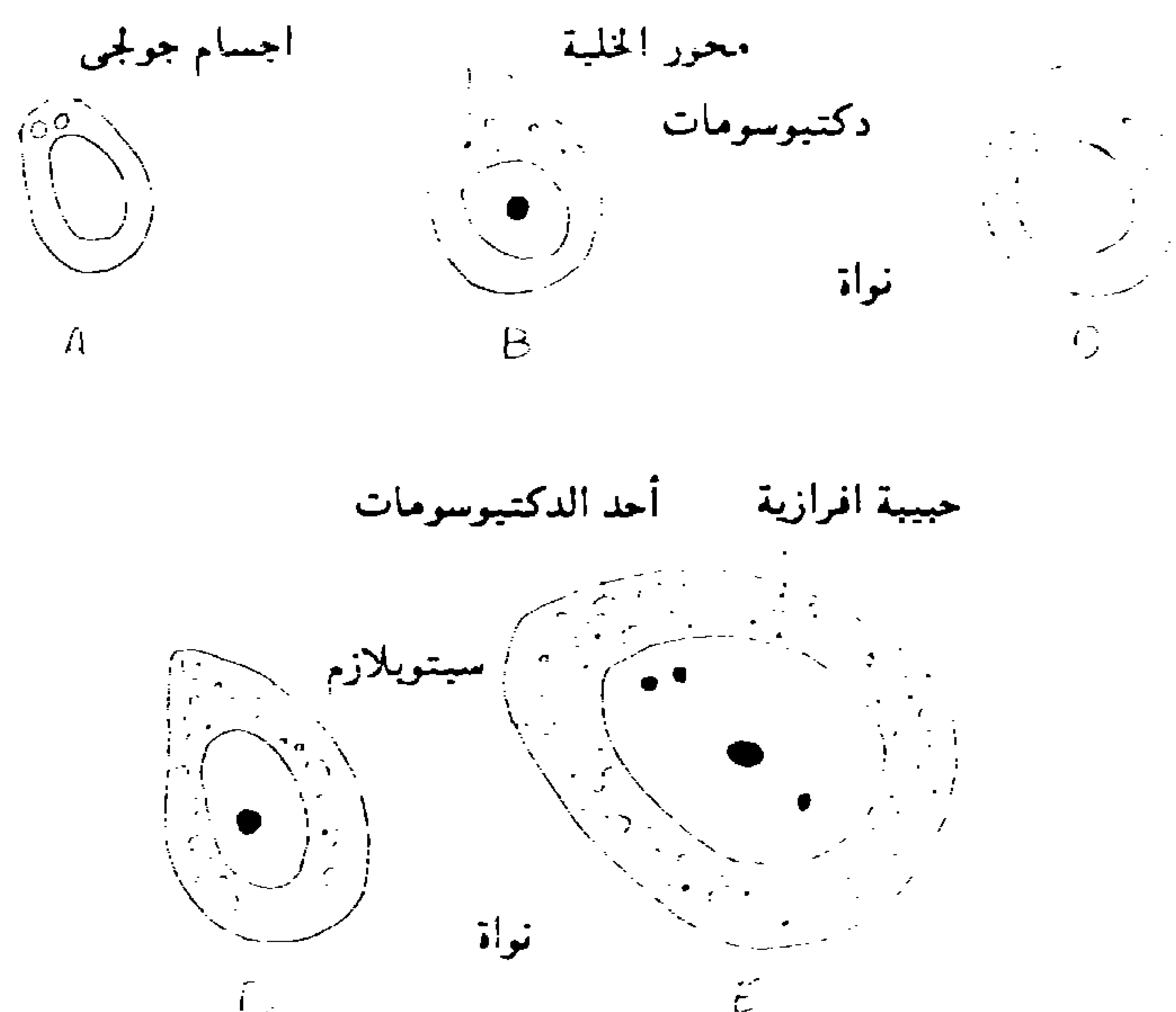


(شكل ٤٤) مراحل نمو جهاز جولجى فى الخلايا العصبية لأحد الفقاريات ، والميتوكندريا والليبيدات .
(B-A) خلايا جنينية C خليه فى حيوان صغير
D خلية فى حيوان يافع E خلية فى حيوان مسن

ويوجد جهاز جولجى فى خلايا اللافقاريات وفى الخلايا الجرثومية (الخلايا التناسلية) للفقاريات على هيئة قضبان مقوسة أو حوصلات . ويطلق على النوع الأول **الأهلة أو الديكتيوسومات** (dictyosomes) ، كما اطلـــق عليها أيضا ليبوكندريا أو جولجيوسومات ، ولكن ما زال الإسم المفضل هو الديكتيوســومات لأنه أسبقها فى الاستخدام وأكثرها دقة وتحديدا .

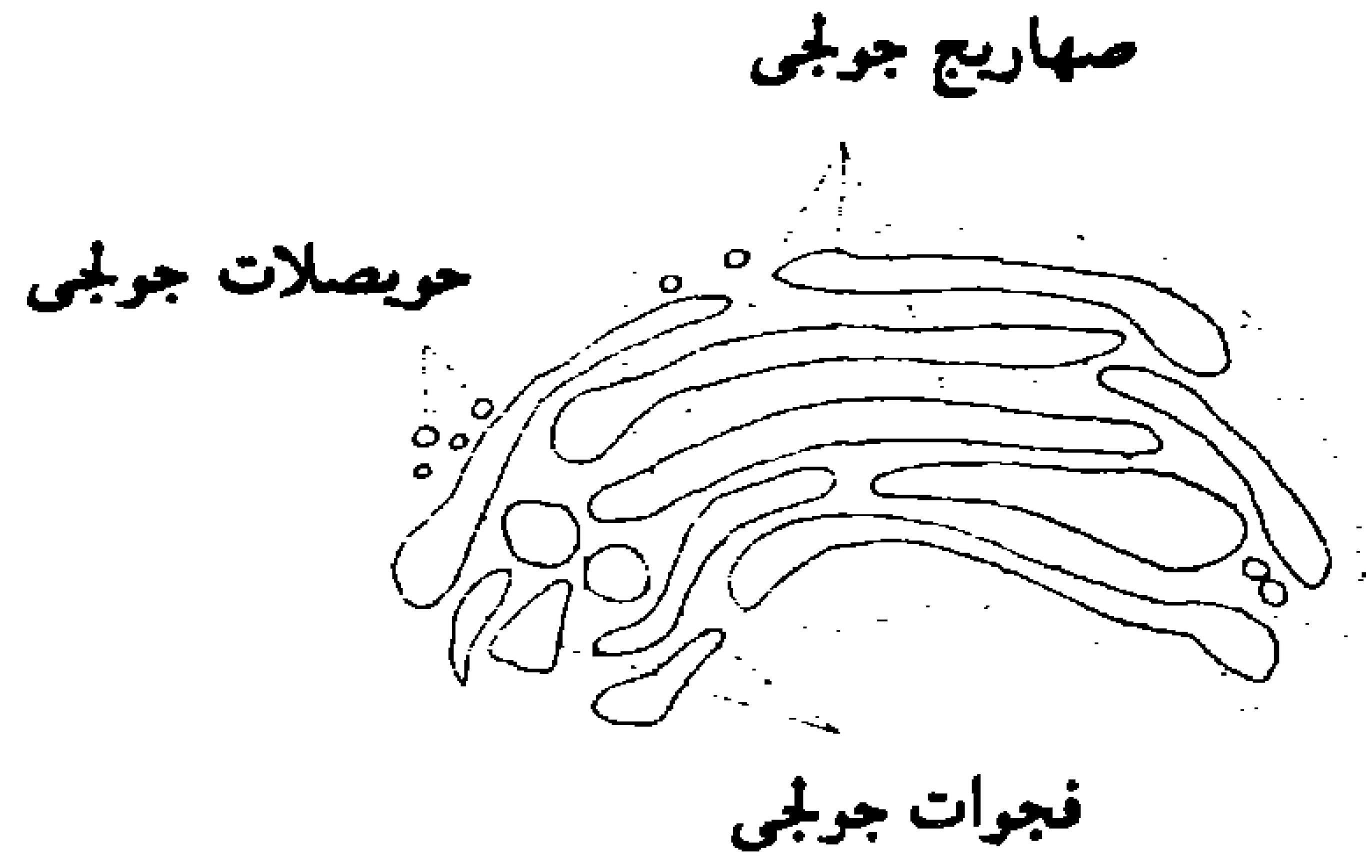
التركيب الدقيق (Ultrastructure) :

يتكون جهاز جولجى كما يرى بالميكروسكوب الالكترونى (شكل ٤٦ -٤٧) من (أ) عدد من **الأكياس الطويلة** المفلطحة أو **الصهاريج** cisterna التى تمتد موازية لبعضها (ب) مجموعة من **الفجوات الكبيرة** vaculoes التى تقع عند حافة الأكياس الطويلة ، ويعتقد ان هذه الفجوات نشأت عن انتفاخات فى الأكياس الطويلة ، (جـ) **تجمعات من الحويصلات الصغيرة** vesicles . وبعبارة اخرى ، فان الميكروسكوب الالكترونى قد



(شكل ٤٥)
مراحل نمو جهاز جولجى (الدكتيوسومات) فى الخلايا العصبية لأحد القواقع

أوضح مجموعة من الأكياس أو الانابيب محاطة بأغشية رقيقة ومعها مجموعة من الحوصلات في الأماكن التي كان يوصف فيها جهاز جولجى بواسطة علماء الخلية الذين استخدموا



(شكل ٤٦)
جهاز جولجى بالميكروسكوب الالكترونى

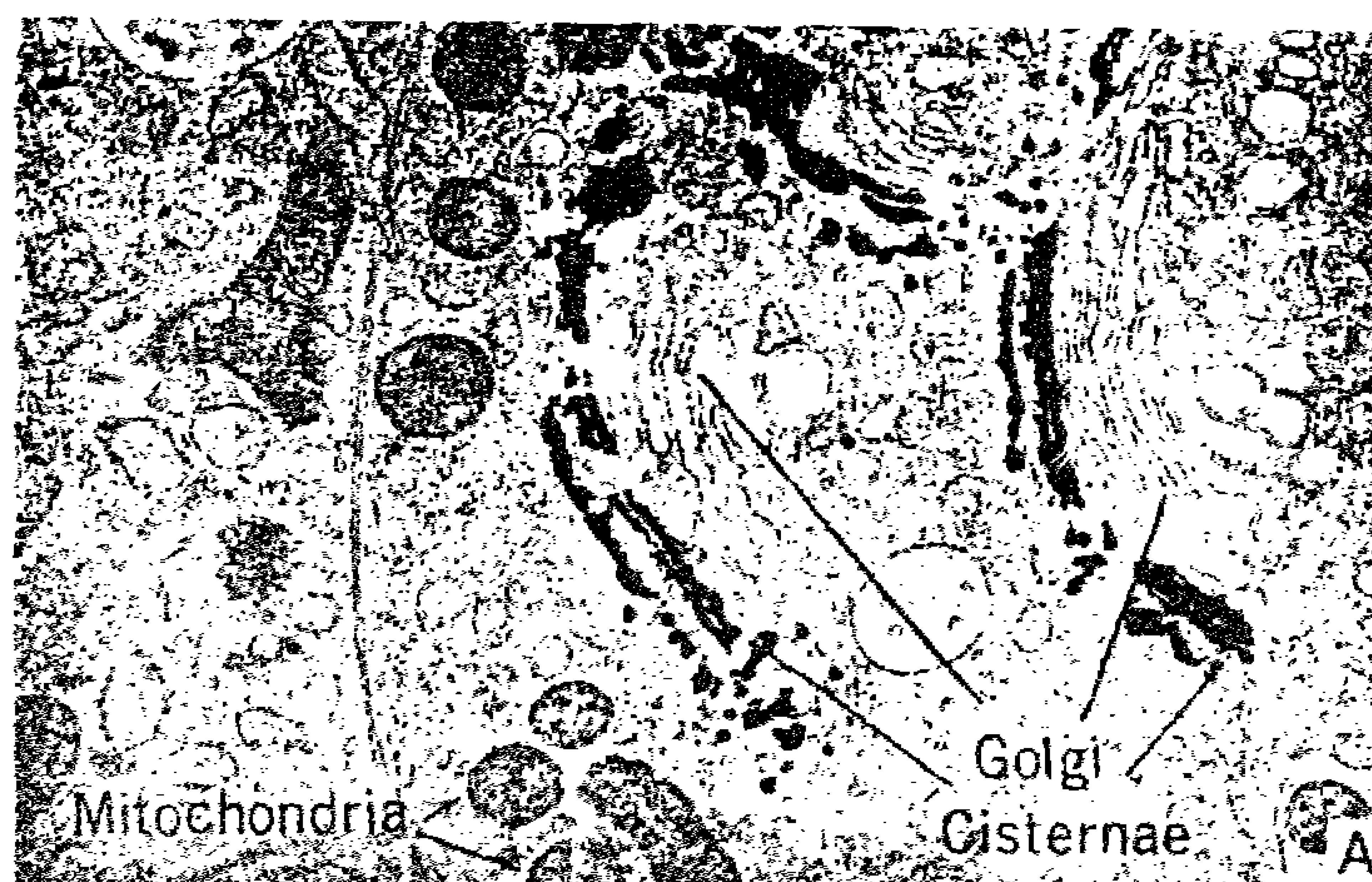
الميكروسكوب الضوئى . ولو نظرنا الى شكل جهاز جولجى كما يرى بالميكروسكوب الالكترونى لوجدنا أنه يشبه تماما ما توصل إليه العلماء من قبل باستخدام ميكروسكوب التباين (شكلى ٥٢-٥٣) .

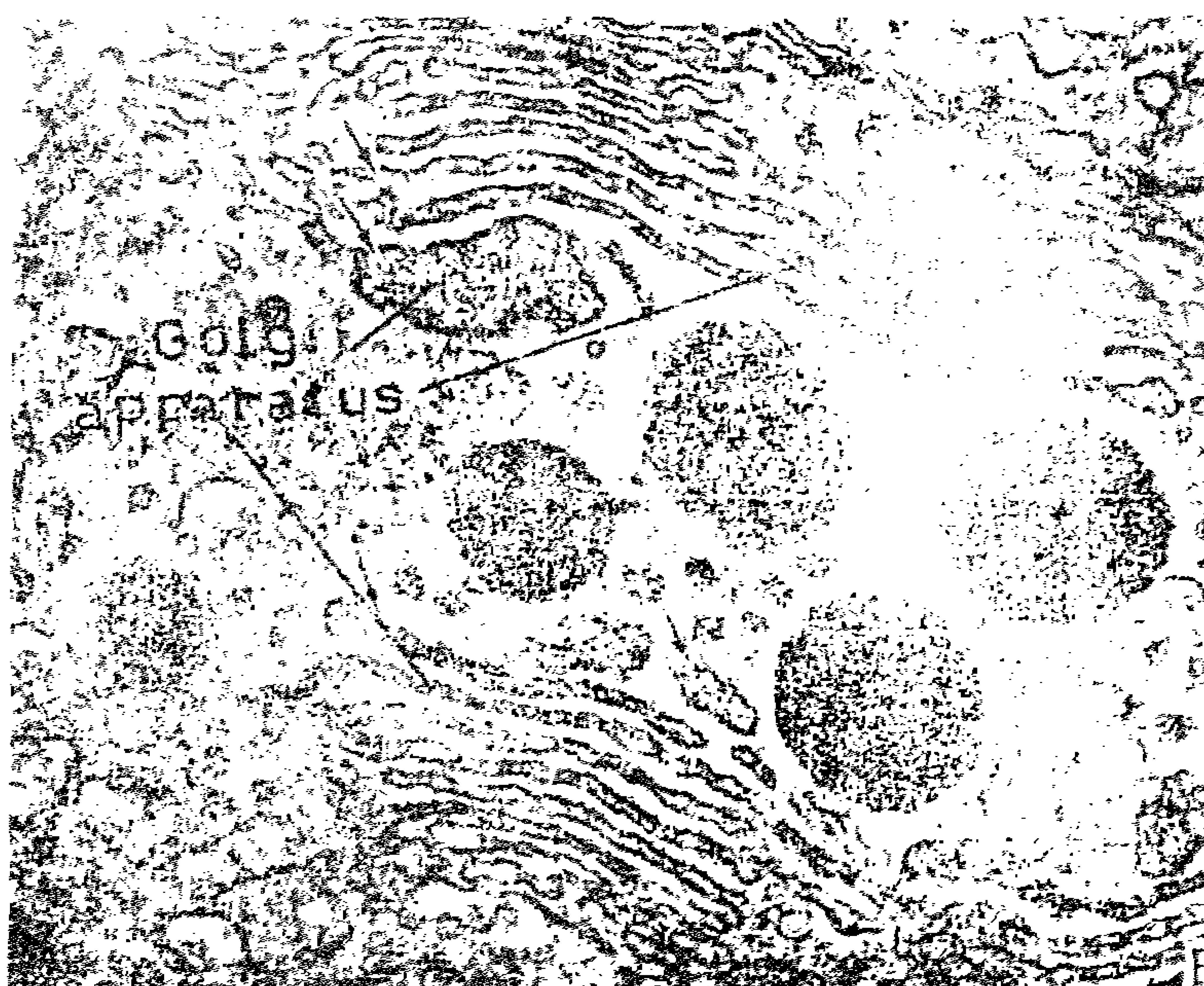
أما الديكتيوسومات فإنها تبدو بالميكرونسكوب الالكترونى مكونة من أكياس طويلة مقوسة مع تجمعات من الحوصلات الصغيرة بجوار حوافها .

الشكل العام والحجم والتوزيع : Form, size and distribution

يختلف حجم (size) جهاز جولجى من خلية لأخرى ، فهو أكبر حجما وأكثر نشاطا فى الخلايا الإفرازية والعصبية والتناسلية ، وصغير الحجم نسبيا فى الخلايا التى لا تظهرنشاطا إفرازيا ملحوظا .

وبصورة عامة ، فان شكل (form) جهاز جولجى وحجمه مميزان لكل نوع من أنواع الخلايا ، وإن كانا يختلفان فى الخلية الواحدة تبعا لنشاطها وكذلك تبعا لعمر الحيوان ؛ ففى الخلايا الطلائية لمعدة وأمعاء الأرنب الجائع ، يشاهد جهاز جولجى على هيئة تركيب متكاثف فى منطقة ضيقة من السيتوبلازم ، تقع بين النواة والحافة الحرة للخلية . وبعد أن يتغذى





(شكل ٤٧)

صورة بالميكروسكوب الالكترونى لجهاز جولجى



(شكل ٤٨)

صورة بالميكروسكوب الإلكترونى لجهاز جولجى وبعض العضيات الأخرى

(ER) **جهاز جولجى** (GO)

(G) **حبيبات زيموچين** (M) **ميتوكندريا** (R) **ريبوزومات**

الحيوان ، يكبر حجم جهاز جولجى (شكل٥٣) وتظهر حبيبات الإفراز على اتصال وثيق بهذا الجهاز (موسى وخطاب Moussa & Khattab, 1957) وكذلك لاحظ المؤلفون (١٩٥٢ ، ١٩٥٥ ، ١٩٦٣ ، ١٩٧٠) ، تغيرات واضحة فى شكل جهاز جولجى وتركيبه الكيماوى مصاحبة لتقدم الحيوان فى العمر وذلك فى الثدييات والبرمائيات والطيور . وبصورة عامة فان ازدياد العمر يتسبب فى تفتيت هذا التركيب الشبكى الى قضبان صغيرة (شكل ٢٨ ز ، ح) ، كما يتسبب فى تغيير تركيبه الكيماوى يؤثر على انشطته المختلفة فى خلايا الجسم .

وفى أثناء الإنقسام الميتوزى يتكسر جهاز جولجى إلى جسيمات صغيرة تتوزع بالتساوى فى انحاء السيتوبلازم ويؤدى الانقسام الى تقسيم هذه الجسيمات بين الخليتين الناتجتين بصورة تكاد تكون متساوية . وقد يختلف ترتيب جسيمات جولجى فى الخلايا أثناء مراحل الانقسام ولكنها فى جميع الحالات ، تتوزع بالتساوى تقريبا بين الخليتين الناتجتين من الخلية الأم .

ومكان وجود (position) جهاز جولجى ثابت تقريبا ومميز لكل نوع من أنواع الخلايا ، فقد يكون محيطا بالجسم المركزى كما فى الخلايا التناسلية ، أو منتشرا فى السيتوبلازم كما فى الخلايا العصبية للحيوانات اللافقارية أو على شكل شبكة محيطة بالنواة كما هو الحال فى الخلايا العصبية للفقاريات ، كما يقع بين النواة والقطب الإخراجى كما فى خلايا الغدد القنوية (مثل الخلايا الطلائية للأمعاء وطلائية البربخ فى الخصية) . ولكن الأمر يختلف فى حالة الغدد الصماء فالقطبية متغيرة ما عدا الغدة الدرقية التى يكون فيها جهاز جولجى موجودا فى المنطقة المواجهة لمركز الحوصلات الغددية .

التركيب الكيماوى (Cemical composition)

يتركب جهاز جولجى من البروتينات والليبيدات ، وتكون الليبيدات بصورة مقنعة (masked lipids)، أى انها تكون متحدة بالبروتينات بطريقة لا تسمح لها بالظهور عند الكشف عن الليبيدات . ومن خلال سلسلة طويلة من البحوث التى أجريت على كثير من الخلايا الجسدية مثل الخلايا العصبية وخلايا المعدة والأمعاء والكبد والبنكرياس أوضح الباحثون ان جهاز جولجى لا يصبغ بالسودان الأسود ، وهى صبغة خاصة بالدهون ، وأن الجزء

البروتينى فى الخلايا العصبية يتكون من **التيروسين** (tyresine) **والجلوتاثيون** (glutathione) . وبالإضافة إلى البروتينات فإن جهاز جولجى يشتمل على مواد عديدة التسكر فى الخلايا الطلائية للأمعاء .

وفى نفس الوقت تحتوى قنوات (أو تجاويف) جهاز جولجى على بيروفوسفاتيز الثيامين (thiamine pyrophosphatase) وجليكوسيل ترانسفيريز (glycosyl transferase) الذى يعمل على تحويل قليلات التسكر (oligosaccharides) الى بروتينات سكرية (glycsproteins) .

وفى بعض الأحيان يكون **الجزء الدهنى غير مقنع** (unmasked lipids) مثل حالة الخلايا التناسلية فى الرخويات والحلقيات (جاتنبى وموسى ، ١٩٤٩) . بالإضافة إلى ذلك فقد وجد أن الليبيدات تتحول من مقنعة الى حرة أو غير مقنعة فى خلايا الحيوانات المسنة فى كل من الفقاريات واللافقاريات (موسى ، ١٩٥٠ ، ١٩٥٢ ؛ موسى وبنهاوى ، ١٩٥٥) .

توضيح جهاز جولجى (Demonstration) :

يوضح جهاز جولجى فى الخلايا باستخدام طرق التخلل بالفضة لكل من أوياما (Aoyama) وكاجال (Cajal) ودافانو (Dafano) وكذلك بالأوزميوم حسب طريق كولاتشيف ناسونوف (Kolatschev - Nassonov) ومان كويش (Mann - Kopsch) ؛ كذلك يوضح جهاز جولجى باستخدام تيامين بيروفوسفيت وهى طريقة خاصة للصباغة تعتمد على وجود انزيمات فوسفاتيزية معينة فى تجاويف جهاز جولجى .

ولا يصبغ جهاز جولجى بالصبغات الدهنية فى الخلايا المثبتة أو الحية وهذه الصبغات تشتمل على **الأحمر والمتعادل** (neutral red) **وأزرق الميثيلين** (methylene blue) **وصبغات السودان** (Sudan dyes) .

ويمكن مشاهدة أجسام جولجى فى الخلايا الحية غير المصبوغة على صورة مقاربة تماما لصورتها كما تبدو فى التحضيرات المصبوغة وذلك باستخدام ميكروسكوب التباين .

ونتيجة لاستخدام القوة الطاردة المركزية العالية فإن جهاز جولجى يقع أسفل المحتويات الدهينة وفوق الميتوكندريا ، أى أن جهاز جولجى أثقل من الدهنيات وأخف من الميتوكوندريا .

نمو جهازجولجى :.Development of Golgi apparatus

أ - النمو فى الفقاريات : A- Development in vertebrates

لقد درس نمو جهاز جولجى فى الخلايا العصبية للثدييات Moussa and Moussa and El-Beih, 1970 . والطيور (Moussied Khattab, 1963) فى الخلايا الحية والمثبتة وذلك باستخدام ميكروسكوب التباين .

يظهر جهاز جولجى فى المراحل الجنينية المبكرة على هيئة تركيب شبكى صغير مجاور للنواة عندالقطب المحورى للخلية (شكل ٤٤ أ ، ب) ، ثم يأخذ جهاز جولجى فى الانتشار التدريجى حول النواة حتى يحيط بها إحاطة كاملة (شكل ٤٤ ، د ، هـ ، و) . وفى الحيوان اليافع ينتشر جهاز جولجى فى سيتوبلازم الخلايا ولكنه لا يصل الى حافة الخلية ، بل يترك جزءا من الستوبلازم خلوا من جهاز جولجى (ولكنه يحتوى على الميتوكوندريا وأجسام نسل كما سنبين ذلك فى الابواب القادمة) . وفى المراحل المسنة يتفتت جهاز جولجى الى قطع قصيرة وتستمر عملية التفتيت الى أن يتحول الجهاز فى مراحل الشيخوخة إلى حبيبات وأجسام غير منتظمة الشكل (شكل ٤٤ e) .

ويلاحظ أن الطبيعة القنوية (احتواء جهاز جولجى على قناة داخلية) أمر واضح تماما حتى فى المراحل الجنينية ، حيث تكون مادة جهاز جولجى التى تكون جدران هذه القنوات ذات ميل شديد للفضة والأوزميوم ولكنها لا تصبغ بصبغات السودان او الأحمر المتعادل . كذلك لا تصبغ القنوات (الفجوات) الداخلية بالفضة أو الاوزميوم ولكنها تحتوى على مادة سائلة (سبق الاشارة الى تركيبها عند الحديث عن التركيب الكيماوى) . ومن المرجح أن جهاز جولجى هو الذى قام بافراز هذه المادة .

ب - النمو فى اللافقاريات : Development in inverterbrates

أمكن تتبع نمو جهاز جولجى فى مراحل تطورية متباينة فى الخلايا العصبية للرخويات (Moussa, 1950) والحشرات (Moussa & Bangauny, 1960) ومع انه قد لوحظ وجود

بعض الخلافات بينهما فى التفاصيل إلا أن مراحل التطور فى نمو جهاز جولجى - كقاعدة عامه - متشابهة فى الحالتين .

فيوجد جهاز جولجى فى القمة المحورية للخلايا العصبية الصغيرة على هيئة عدد من القضبان الصغيرة المقوسة (ديكتيوسومات) والحوصلات (شكل ٤٥) . ويزداد عدد هذه الاجسام تدريجيا ، وتنتشر حول النواة حتى تحيط بها تماما ، ثم تبدأ فى الانتشار فى السيتوبلازم ، ويلاحظ أن عدد الديكتيوسومات اكثر بكثير من الأجسام الحوصيلة التى توجد عادة فى المراحل التكوينية المبكرة خاصة فى الرخويات . وفى البداية تكون الديكتيوسومات بعيدة ومستقلة عن بعضها ، ولكنها تأخذ فى التجمع فى المراحل اليافعة على هيئة مجموعات تحيط كل مجموعة بمنطقة سيتوبلازمية (لا تقبل الصباغة بصباغات الكروم) تفرزها اجسام جولجى نفسها . وتتحول تلك المنطقة تدريجيا الى حبيبات تصبغ بالأوزميوم وسرعان ما تندمج تلك الحبيبات مع بعضها وفى النهاية تكون حبيبتين كبيرتين ثم حبيبة واحدة سرعان ما تطلق إلى سيتوبلازم الخلية . وتشمل هذه المرحلة الطور الإفرازى أو الطور النشط فى هذه الخلايا (active or secretory stage) .

وتبدأ الديكتيوسومات فى التباعد عن بعضها فى خلايا الحيوانات المتقدمة فى العمر ثم تنكسر الى حبيبات صغيـــرة وتمثل تلك المرحلـــة مرحلة التراجــع (regressive stage) ، ويرى كل من موسى وبنهاوى (١٩٦٠) ، أن الخلايا العصبية تمر بثلاث مراحل أثناء حياتها : مرحلـــة مبكرة أو مرحلة غير افرازية (non-secretory stage) ثم مرحلة افراز نشطة واخيرا مرحلة تراجع .

وظائف جهاز جولجى : Functions of Golgi apparatus

أوضحت الدراسات التى أجريـــت بواسطة المكيكروسكوب الضوئى وميكروسكوب التباين أن جهاز جولجـــى يرتبط ارتبـــاطا وثيقا بتكوين افرازات خاصة (formation of specific secretions) فى أنواع مختلفة من الخلايا . وقد تم اثبات ذلك بالتقنينات الحديثة وباستخدام الميكروسكوب الالكتـــرونى . وتوضح الأمثلـــة التالية دور جهـــاز جولجى فى هذا المجال :

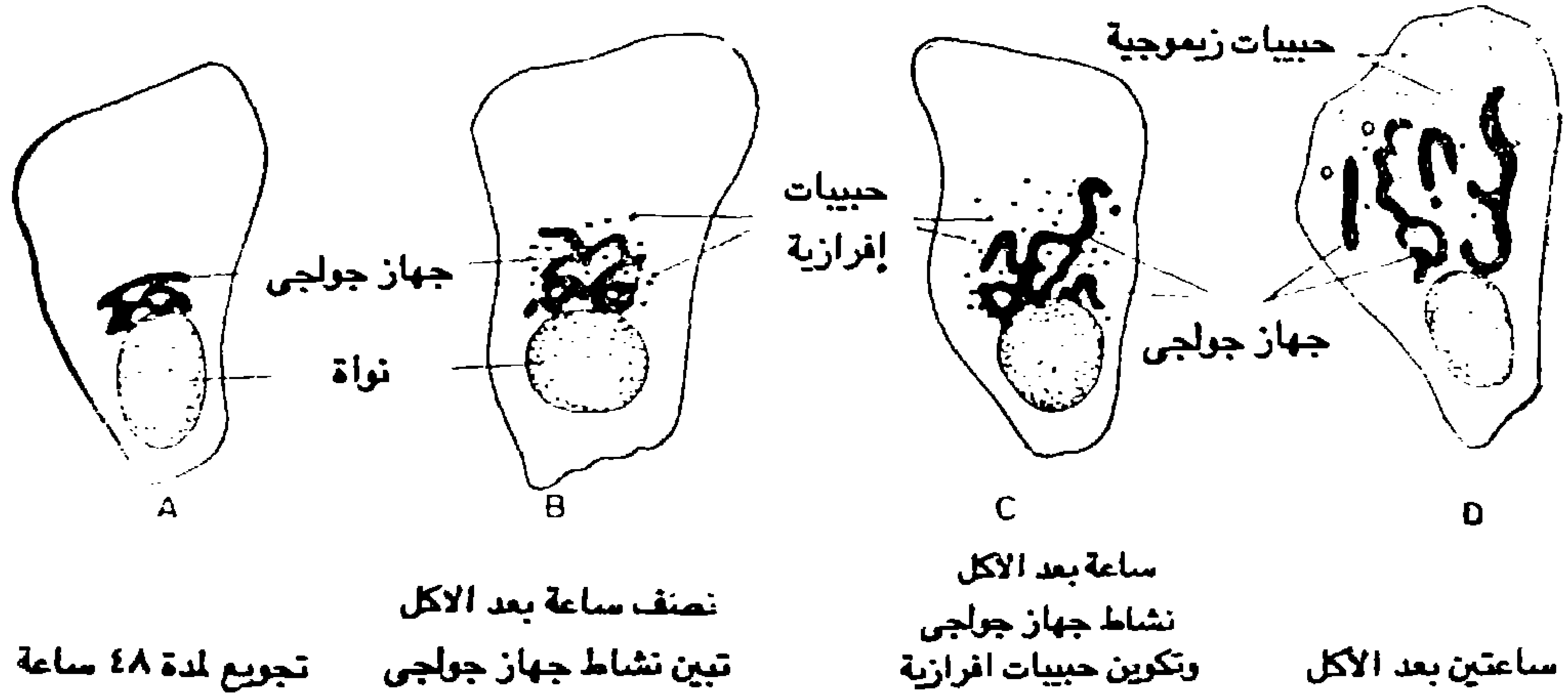
أ - يعتبر قيام جهاز جولجى بتكوين الجسم القمى (acrosome) فى الحيوان المنوى (شكل ٥٥ ، ٥٦) مثلا واضحا لدور هــذا الجهاز فى العمليات الافرازية . وقد وضحت تلك الحقيقـــة عن طريق الدراســات الكثيرة التى استخدم فيـها الميكروسكوب الضوئى ، ثم تاكدت بعد ذلك بواسطة الميكروسكوب الالكترونى (Burgos and Faweett, 1955) .

ويوجد جهاز جولجى فى الخلية المنوية الصغيرة محيطا بالكرة المركزية (centrosphere) ومع نمو الخلية تتكــون فجوات صــغيرة (فراغات vacules) عن طريق توسعات فى أنابيب (أو اكياس) جهاز جولجى . وتحتوى كل فجـــوة على حبيبة صغيرة يقوم جهاز جولجى بافرازها . وتتحد الحبيبات المختلفة مع بعضها مكونة حبيبتين أو ثلاث حبيبات ثم تندمج فى النهاية مع بعضها مكونة جسما صغيرا يسمى بالجسم القمى البدائى (أو ما قبل الجسم القمى proacrosome) وهذا الجسم محاط بتجويف صغير . ثم يصبح هذا الجسم ملاصقا للقطب الأمامى للنواة ويسمى عندئذ بالجسم القممى (acrosome) .. وتستطيل الخلية المنوية ويصبح الجسم القممى المخروطى الشكل مفلطحا على الجزء الأمامى للنواة . ويأخذ شكله النهائى . وفى نفس الوقت تكون فجوة الجسم القممى القلنسوة الرأسية للخلية المنوية ، ويهاجر جهاز جولجى الى القطب المكسى للنواة .

ب- أوضحت الدراسات التى أجراها كثير مـــن العلماء (Bowen, Cajal, Nassonov, Moussa, Banhawy, Khattab) ارتباط جهاز جولجى بتكوين الافرازات فى انواع مختلفة من الغدد خارجية الإفراز (مثل إفراز البيسين بواسطة الخلايا البيسينية فى المعدة ، والصفراء فى الخلايا الكبدية ، وحبيبات زيموجين فى الخلايا البنكرياسية) . وقد لوحظ فى احدى الدراسات المتعلقة بذلك ان جهاز جولجى فى الخلايا البسينية لمعدة الأرنب الذى تم تجويعه لمدة ٤٨ ساعة يظهر على هيئة جسم كثيف متماسك يقع بالقرب من قطب النواة المواجه لتجويف الامعاء . وفى الحيوانات التى أطعمت ثم فحصت خلاياها بعد نصف ساعة من تعاطى الطعام وجد ان جهاز جولجى قد بدأ فى الانتشار ثم ظهرت بين ثناياه حبيبات مفضضة (أى مصبوغة بمعدن الفضة) كما هو موضح فى (شكل ٥٦ ب) . ومعظم هذه الحبيبات وثيقة الصلة بجهاز جولجى . وينتشر جهاز جولجى بصورة أكثر فى خلايا الحيوانات التى تم فحصها بعد ساعة من تناول طعامها ، حيث شوهدت وفرة فى الحبيبات الإفرازية وبعد ساعتين من تناول الطعام ، يظهر جهاز جولجى منتشرا بشكل كبير

ويحتل معظم القطب الافرازى للخلية : وفى هذه الخلية تتحول الحبيبات الافرازية المفضضة الى أجسام كروية لا تقبل الصباغة بالفضة ،ثم تندمج مع بعضها مكونة أجساما أكبر حجما تحتل قطب الخلية المقابل لتجويف القناة الهضمية . وتعتبر تلك الحبيبات التى ظهرت بعد تناول الطعام حبيبات ما قبل الزيموجين (بروزيموجين prozymogen) أو ما قبل البيسين وهى المادة الحاملة للبيسين (بروبيسينوجين propepsinogen) وهذه تتحول الى كريات زيموجين ناضجة (بيسينوجين pepsinogen) بواسطة جهاز جولجى (موسى وخطاب . ١٩٥٧) .

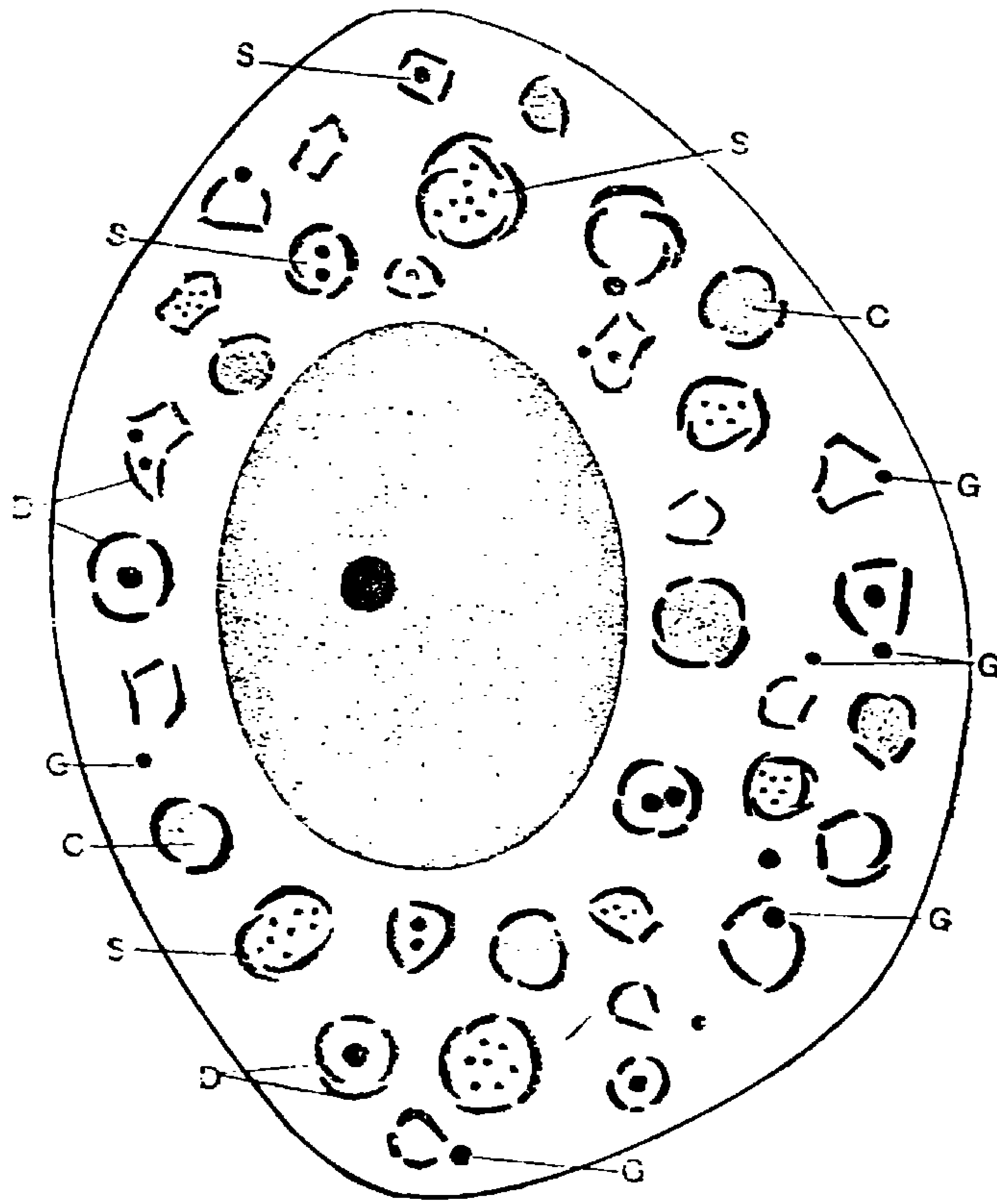
جـ - يعتبر جهاز جولجى مركز تكوين المواد المخاطية فى الخلايا الخاصة بذلك (Cajal, 1914) وقد تأكد ذلك حديثا باستخدام الميكروسكوب الالكترونى ، ثم بالدراسة السيتوكيميائية (موسى خطاب ، ١٩٨٢) .



(شكل ٤٩) التغيرات الوظيفية لجهاز جولجى فى خلايا معدية

د - يلاحظ فى المنطقة التى يحتلها جهاز جولجى فى الخلايا الطلائية والخلايا العصبية وغيرها نشاط واضح لانزيمى الفسفاتيز الحمضى والقلوى مما يشير الى وجود علاقة قوية بين جهاز جولجى وهذين الانزيمين وقد تم تأييد ذلك عندما عزلت أجسام جولجى بواسطة القوة الطاردة المركزية . ويرجع الفضل للميكروسكوب الالكترونى فى اثبات أن الليسوسومات الأولية (أماكن نشاط إنزيم الفسفاتيز الحمضى) تتكون فى جهاز جولجى (Novikoff, 1964) ومن الواضح أن جهاز جولجى به نشاط لإنزيم الفسفاتيز الحمضى كما اكد ذلك Wetzel ومعاونوه عام ١٩٦٧ .

هـ - يعتقد جاتنبى وموسى أن الحبيبـــات الملونـــة التى تظهر فى سن الشيخوخة (Senility pigment) والحبيبات الدهنية (lipid granules) فى الخلايا العصبية



(شكل ٥٠)
خلية عصبية فى الجراد تبين نشاط جهاز جولجى فى تكوين الافرازات العصبية
(G) منطقة افرازية داخلية (S) حبيبات افرازية (D) دكتيوسومات

للثدييات تفرز بواسطة جهاز جولجى . بالاضافة الى ذلك فأنه قد سبق أن أثبت موسى فى عام ١٩٥٠ ان الدهون الملونة (lipochrome granules) فى الخلايا العصبية للرخويات يتم افرازها بواسطة أجسام جولجى (الدكتيوسومات) . وقد أكد ذلك فيما بعد كل من موسى وبنهاوى (١٩٦٠) وبنهاوى وأنور (١٩٧٠) الذين أوضحوا مراحل تكوين الافرازات العصبية (neurosecretion) فى الحشرات ، ويمثل الطور الخامس فى حشرة الجراد مرحلة النشاط الإفرازى التى تتجمع فيها الدكتيوسومات فى مجموعات تحيط كل منها بمنطقة تفرزها الدكتيوسومات ذاتها . وتتحول هذه المنطقة الى حبيبات صغيرة ، ثم تندمج هذه الحبيبات مع بعضهاتحت تأثير الدكتيوسومات مكونة فى النهايـــة حبيـــبة كبيرة تنطلق إلى السيتوبلازم بعد ذلك .

و - توضح دراسات موسى و بورن (Bourne) أن تكوين فيتامين جـ فى الخلايا يرتبط بجهاز جولجى . وقد اوضح موسى ان جهاز جولجى فى الخلايا العصبية السمبثاوية للثدييات يعمل على إفراز أو تركيز فيتامين جـ ، بينما اشار بورن الى أن جهاز جولجى يقوم بعزل أو فصل فيتامين جـ فى خلايا الانابيب الكلوية .

ز - أعلن كرامر ولادفورد (Cramer and ludford) عام ١٩٢٥ أن جهاز جولجى فى الخلايا المعوية يختـــص بتخليق الدهون (synthesis of fat) من الأحـماض الدهنية والجليسرين .

ح - ومن المعتقـد أن جهاز جولجى يرتبط بافراز السائل الزلالى (fluid synovial) فى المفاصل وذلك بواسطة الغشاء الزلالى للمفاصل ، وتكوين مادة المينا فى الأسنان (enamel of teeth) وذلك بواسطة خلايا المينا والحبيبات الملونة أو الصبغية (pigment granules) فى قزحية العين ، وكذلك تكوين المح الدهنى (fatty yolk) فى البويضات .

ط - وقد اوضح موسى وبنهاوى فى عام ١٩٥٥ نتيجة لدراساتهما على التغيرات المورفولوجية والكيماوية لجهاز جولجى فى مراحل الشيخوخة فى الخلايا العصبية للبرمائيات أن هذا الجهاز يتفتت فى خلايا الحيوانات المتقدمة فى العمر الى قطع منفصلة تنتفخ فى أماكن معينة مكونة حوصلات صغيرة تكون تجاويفها متصلة بتجاويف أجسام جولجى فى البداية ولكنها تنفصل عنها بعد ذلك وتصبح هذه الحوصلات حرة فى سيتوبلازم الخلية ،

وتصبح قابلة لأن تصبغ بالصبغات الخاصة بالدهون . وهذه الحالة لم يسبق وصفها فى أى من الحيوانات ؛ وهى توصف لأول مرة فى البرمائيات ، وعلى ذلك يعتقد موسى وبنهاوى ان هذه الحوصلات نتيجة تحول جهاز جولجى فى الخلايا العصبية للحيوانات البرمائية المتقدمة فى السن ، وأن الليبيدات الموجودة فى جهاز جولجى والتى كانت مقنعة ، أصبحت غيرمقنعة فى تلك الحوصلات .

ى – وحسب اعتقاد البعض ، فإن جهاز جولجى يعمل كغشاء تكاثف (اتحاد جزئين أو أكثر من المادة لتكوين جزئ أكثر تعقيدا من انفصال الماء) وذلك لتركيز النواتج السيتوبلازمية المنتشرةإلى حبيبات أو قطرات تترك الخلية فيما بعد . ومعنى ذلك أن جهاز جولجى يعمل على سحب الماء من المواد الافرازية (المفروزة) اثناء نضجها ، وبذلك تتحول الى حبيبات متماسكة . وقد تبنى Weiss فى عام ١٩٥٥ هذا الرأى ليشرح به ميكانيكية عزل أو فصل القطرات الدهنية فى الخلايا الطلائية للأثنى عشر .

ك – ويرتبط بوظيفة جهاز جولجى فى تركيز المواد الافرازية التشابه بينه (فى خلايا الحيوانات المتقدمة) وبين التجويف المتقبض (الذى يطرد الماء خارج الخلايا) الموجودفى الأوليات وبعض الحيوانات البدائة (Gatenby, Dalton and Felix, 1955) .

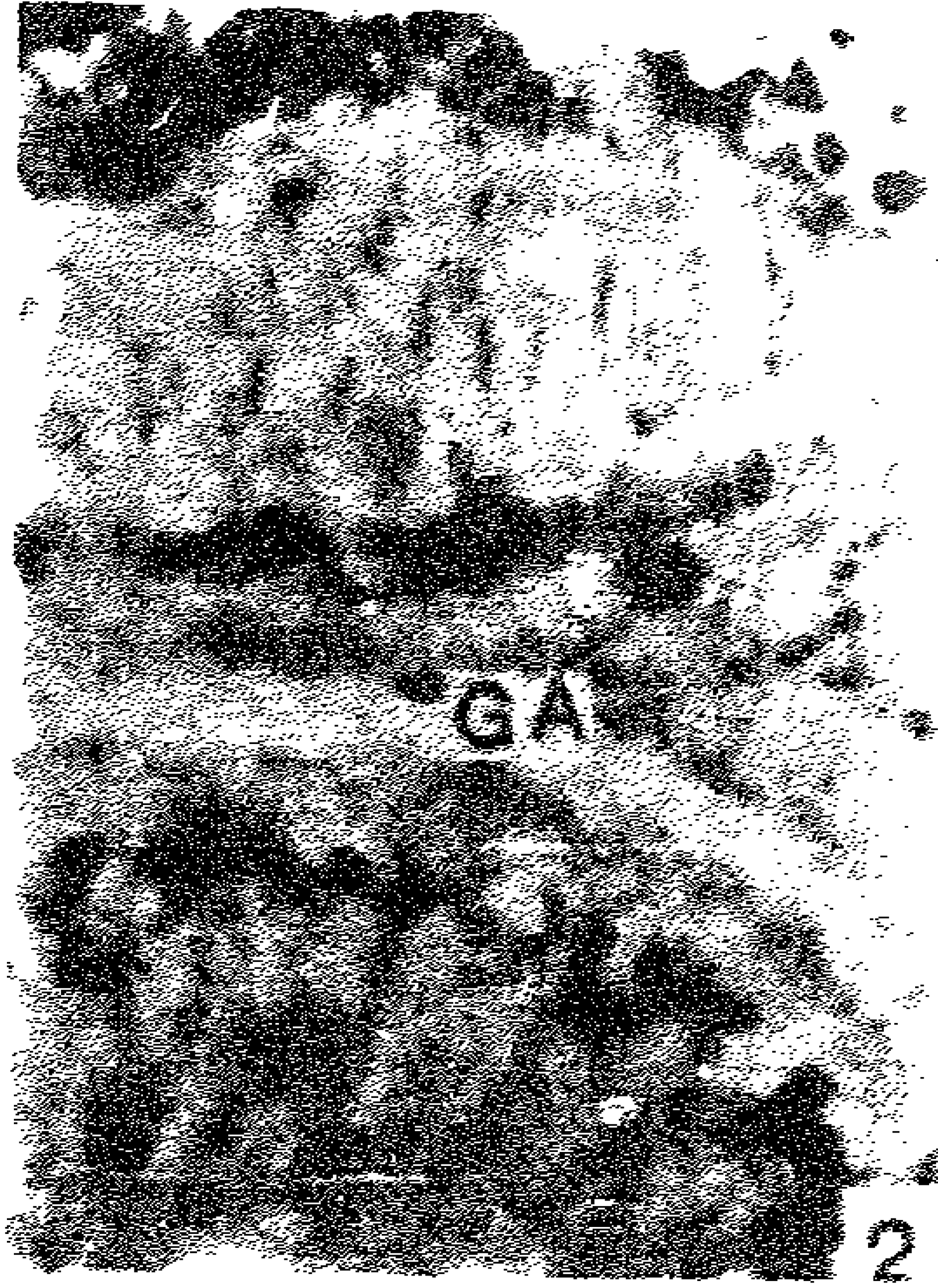
ل – وقد أوضح استخدام النظائر المشعة والميكروسكوب الالكترونى أن البروتينات يتم تخليقها بصورة مبدئية بواسطة الريبوزومات الموجودة على غشاء الشبكة الاندوبلازمية ، ثم تمر الإفرازات الى الشبكة الاندوبلازمية ومنها إلى جهاز جولجى حيث يتم نضجها ثم تنطلق بعد ذلك الى السيتوبلازم .

م – على أنه باستخدام نفس الطرق السابقة يتبين أن جهاز جولجى هو المكان الوحيد لتخليق المواد عديدة التسكر المعقدة (complex polysaccharides) هذا ولم يوجد أى اثر لهذه المواد لا فى الريبوسومات ولا فى الشبكة الاندوبلازمية (Young, 1973) . ومن المقترح أيضا أن السكريات البروتينية (glycoproteins) التى يقوم جهاز جولجى بتكوينها ثم تهاجر الى سطح الخلية مكونة الغلاف الخلوى (cell coat) .

س – يقوم جهاز جولجى بدور هام فى تمييز الخلايا الجنينية وذلك لأن الجهاز يكون فى حالة نشاط أثناء تكوين الخلايا .

ويتضح بجلاء من كل ما سبق أن جهاز جولجى يختص بتكوين افرازات معينة (secretions) فى الأنواع المختلفة من الخلايا ، ولكن الدور الذى يقوم به بالتحديد قد فسر تفسيرات مختلفة . فيرى بعض علماء الخلية أن جهاز جولجى يقوم بتكوين (أو بتخليق) المواد الافرازية (synthesis of secretory substances) بينما يرى البعض الاخر أن الجهاز نفسه يتحول الى نواتج افرازية (transformed into secretory products) .

ويعتقد فريق ثالث من العلماء أن جهاز جولجى لا يقوم بتكوين الافرازات ولا يتحول إليها ولكنه يعمل كغشاء تكثيف وذلك لتركيز النواتج التى تم تكوينها فى مكان ما بالخلية الى قطرات أو حبيبات .



(شكل ٥١)
(GA) جهاز جولى فى خلايا معوية لحيوان جائع

وفى رأينا أن جميع الآراء السابقة صحيحة ، ففى كثيرمن الحالات يقوم جهاز جولجى بتكوين المواد الإفرازية (كما هو واضح من الأمثلة أ ، ب ، جـ ، هـ ، ح) ، وفى قليل من الحالات يتحول الجهاز الى نواتج أخرى كما فى الخلايا العصبية للبرمائيات المسنة (ط) ، وفى حالات أخرى يعمل جهاز جولجى كغشاء تكثيف وذلك بتحويل المواد التى كونت بصفة مبدئية - فى أماكن أخرى فى السيتوبلازم - الى قطرات او حبيبات يمكن الانتفاع بها (ى ، ل ، ولحد ما ك) ، وبذلك فان حقيقة العلاقة بين جهاز جولجى والمواد الإفرازية (أى الناتجة عنه) تتوقف على نوع تلك المواد .

التغيرات المرضية لجهاز جولجى :

Patho logical changes of Golgi apparatus

جهاز جولجى جهاز حيوى يستجيب لأنواع الأنشطة الحيوية المختلفة وغيرها من مؤثرات ، فتؤثر الحالات الفسيولوجية والمرضية المختلفة على حجم الجهاز ووظيفته وتركيبه ومكان تواجده فى الخلية ، وقد تم وصف العديد من تلك التغيرات المورفولوجية وأحيانا الوظيفية والكيماوية بواسطة موسى وزملاؤه (منذ عام ١٩٤٨ الى عام ١٩٨١) . كما هو موضح فيما بعد :

(١) يؤدى قطع العصب الوركى الى هجرة جهاز جولجى فى الخلايا العصبية المقابلة من مكانه الأصلى حول النواة إلى حافة الخلية .

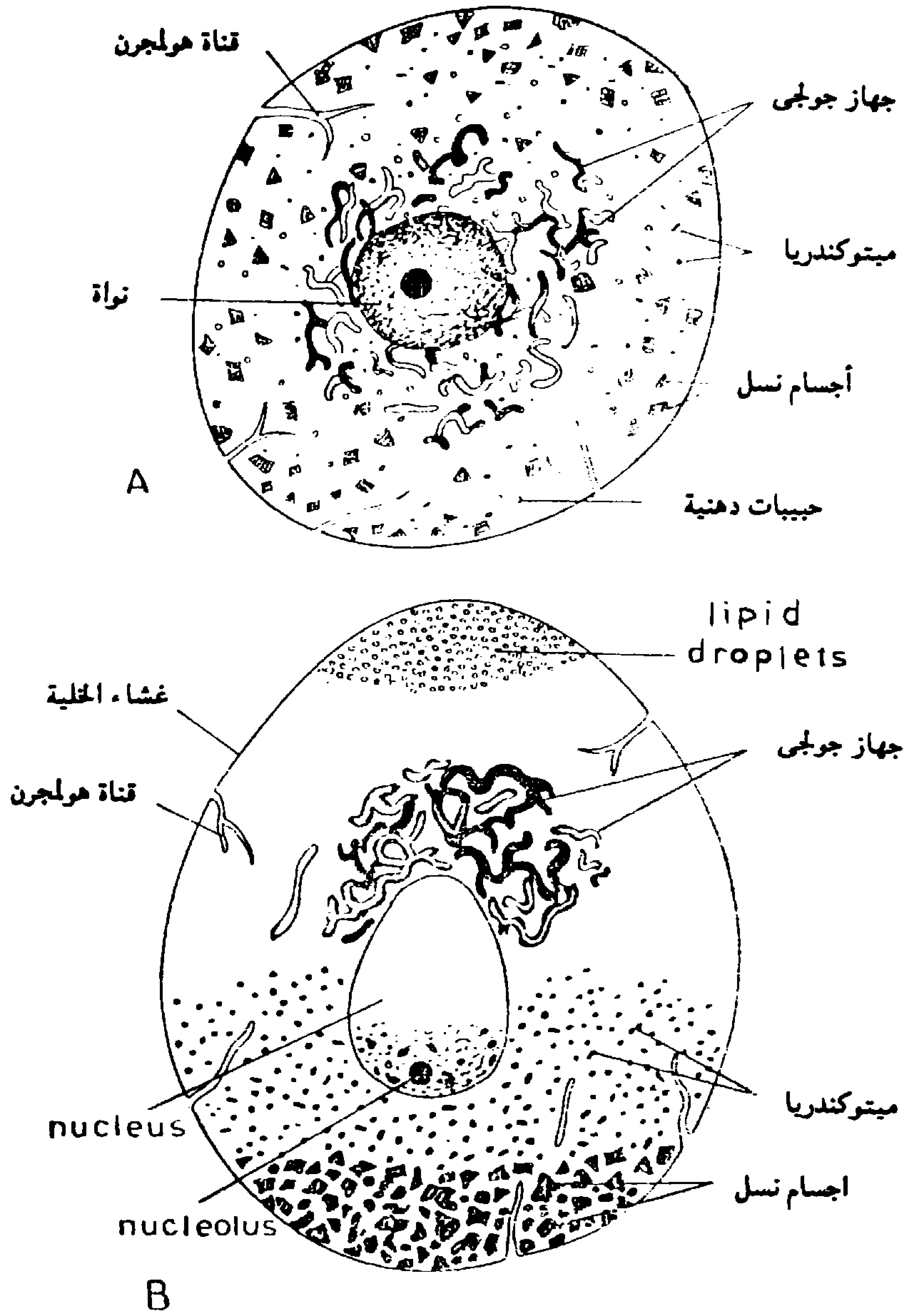
(٢) فى حالة الاصابة **بفيروس نيوكاسل** (Newcastle virus) تحدث انتفاخات فى جهاز جولجى وفى قليل من الخلايا تحدث تجمعات لأجسام جولجى فى المنطقة الخارجية للسيتوبلازم .

(٣) يتسبب نقص فيتامين ب المركب فى تفتت شبكة جهاز جولجى فى الخلايا العصبية للثدييات إلى جسيمات كروية وقطع صغيرة تتركز حول النواة . ويستمر تفتت أجسام جولجى إلي حبيبات دقيقة يصعب مشاهدتها (٦٠ ، ٦١) .

(٤) تحدث المبيدات الحشرية تغيــرات بعيــدة المدى فى مورفولوجيــة جهاز جولجى (٣٩-٤١) . وبصفة عامة تصبح أجسام جولجى فى الحشرات دقيقة ثم تختفى تدريجيا من الخلية فى المراحل المتقدمة من المعالجة بالمبيد ، كما تختفى الحبيبات الإفرازية التى تكون عادة مصاحبة لجهاز جولجى فى الخلايا السليمه العادية .

(٥) فى حالة التسمم بالمورفين تنتفخ شبكة جولجى وترتخى أجزاؤها ثم تنكسر الى قطع صغيرة (شكل ٣٨) . وباستمرار تعاطى المورفين يستمر تفتت جهاز جولجى إلى أن يختفى تدريجيا من الخلية .

(٦) لوحظ أن الإثارة الكهربائية والإشعاع والبرودة والتسمم الفسفورى وغيرها من



(شكل ٥٢)

(A) خلية عصبية نموذجية (B) خلية عصبية بعد تعريضها للقوة الطاردة المركزية

العوامل تؤثر تأثيرات واضحة على مورفولوجية جهاز جولجى ونشاطه وتركيبه الكيماوى وسلوكه العام فى خلايا كل من اللافقاريات والفقاريات .

المجادلات المتعلقة بجهاز جولجى :

Golgi apparatus controversies

لم يحدث أن أثار أى تركيب فى الخلية من المناقشات والمجادلات ما اثاره جهاز جولجى بين علماء الخلية ودارسيها . ويمكن القول بصورة عامة أنه توجد هناك مدرستان رئيسيتان فيما يتعلق بهذا الموضوع : المدرستالاولى (Gqtenby, Beams, Moussa, etc) تعتقد أن جهاز جولجى موجود فى الخلايا الحية كتركيب حقيقى مستقل ، وأن هذا الجهاز قابل للصباغة بنترات الفضة (i.e., argentophil) أو حامض الأوزميك (i.e., osmiophil) بعد عمليات التثبيت المناسبة ، بينما تدعى المدرسة الثانية (.. Bensley, Parat, Baker, etc) أن جهاز جولجى الذى يظهر بعد استخدام نترات الفضة أو حامض الأوزميك لا يوجد هكذا فى الخلايا الحية ، ولكنه يظهر نتيجة اختزال نترات الفضة أو حامض الأوزميك وترسبها حول القطرات الدهنية (أو بينها) أو على الميتوكنديا أو على اجسام نسل .

والواقع أن الغالبية العظمى من العلماء أصبحوا الآن يعضدون المدرسة الاولى يؤيدونها للأسباب الاتية:

١ - الليبيدات - جهاز جولجى أو " نظرية التجاويف "

lipid - Golgi apparatus or "Vacuome hypothesis"

اعتنق هذه النظرية بعض العلماء (.Parat, Covell, Scott, Baker, Thomas, etc) وهؤلاء يرون أن حبيبات الليبيــدات والتجاويف (التى تصبغ بالاحمر المتعادل والسودان الأسود) تمثل أساس التركيب غير الحقيقى الذى يظهر نتيجة اختزال نترات الفضة أو حامض الاوزميك وترسيبها ، وبذلك يظهر التركيب الشبكى (جهاز جولجى) الذى يشاهد فى خلايا الفقاريات . على ان هذا الرأى لم يلق قبولا لدى الكثيرين من العلماء للأسباب الآتية :

أ - تمكن موسى فى عام ١٩٥٢ من مشاهدة جهاز جولجى الشبكى فى الخلايا العصبية السمبثاوية الحية دون صباغة وذلك بواسطة ميكروسكوب التباين . وهذا التركيب يشبه فى

مورفولوجيته وموقعه وتوزيعه نفس جهاز جولجى الشبكى الذى يتم توضحيه باستخدام نترات الفضة أوحامض الأزميك .

ب - عندما صبغت الخلايا العصبية السمبثاوية صباغة حيوية بالأحمر المتعادل أو السودان الأسود بعد تثبيتها ، ثم فحصت بواسطة ميكروسكوب التباين ظهرت شبكة جولجى غير مصبوغة (الصورة السلبية لجهاز جولجى) ومحيطة بالنواة تاركة منطقة متسعة من السيتوبلازم لا توجد بها أجسام جولجى ولكنها تحتوى على حبيبات الليبيدات (شكل ٥٩) . ومعنى ذلك أن حبيبات الليبيدات وجهاز جولجى يمكن توضيحها جنبا إلى جنب فى الخلية الواحدة (موسى ، ١٩٥٢) .

حـ - يظهر جهاز جولجى فى الخلايا العصبية الصغيرة على هيئة شبكة صغيرة فى المنطقة المحورية للخلية (٥٩). وهذا التركيب يصبغ بنترات الفضة أو حامض الأوزميك ولكن لا يصبغ بالصبغات التى تصبغ المواد الدهنية كصبغات السودان والاحمر المتعادل . ويلاحظ أن هذه الخلايا الصغيرة لا تظهر فيها أية حبيبات دهنية . وبعبـــارة أخرى فإن هذه الخلايا التى لا تحتوى على ليبيدات تحتوى على جهاز جولجى واضح المعالم (موسى ، ١٩٥٢) .

د - أمكن فصل جهاز جولجى من الحبيبات الدهنية بواسطة جهاز القوة الطاردة المركزية العالية (موسى ١٩٥٠ ، ١٩٥٢) . ومعنى ذلك أن الكثافة النوعية لجهاز جولجى تختلف عن الكثافة النوعية للدهون ومن الشكل رقم ٥٩ يتضح أن جهاز جولجى أثقل من الدهون .

هـ - سبق أن أوضح جاتنبى وموسى (١٩٤٩ ، ١٩٥٠) أن الحبيبات والحويصلات الليبيدية التى سبق أن وصفها بيكر (Baker) وغيره ما هى إلا نواتج افرازية لجهاز جولجى خاصة فى الحيوانات اليافعة والمسنة ، وأن جهاز جولجى فى الخلايا العصبية للفقاريات جهاز قنوى تصبغ جدر قنواته (مادة جولجى) بالفضة أو الأوزميم .

و - أوضح الميكروسكوب الالكترونى (...Beams, Dalton, Felix, etc) وجود جهاز جولجى على نفس الهيئة التى سبق لكل من جاتنبى وموسى أن وصفها قبل ذلك ، وعلى وجه العموم ، فلقد تمكن كثير من العلماء الذين درسوا أنواعا عديدة من الخلايا الحيوانية أن يثبتوا أن الحبيبات الدهنية وجهاز جولجى تركيبان مختلفان فى الخلية .

ومما هوجدير بالذكر أن بيكر (Baker, 1963) وهو زعيم المدرسة الانجليزية فى السيتولوجى قد اعترف - بعد صراع مع المدرسة المصرية دام خمسة عشر عاما - بأن جهاز جولجى هو تركيب حقيقى موجود فى الخلايا الحية وأنه جهاز قنوى يمكن الكشف عنه بالطرق التكتيكية التى تستخدم فيها نترات الفضة أو حامض الاوزميك . ولم يعد بيكر وزملاؤه بعد هذا ينادون بأن جهاز جولجى غير حقيقى أو أنه مكون من حبيبات وقطرات دهينة .

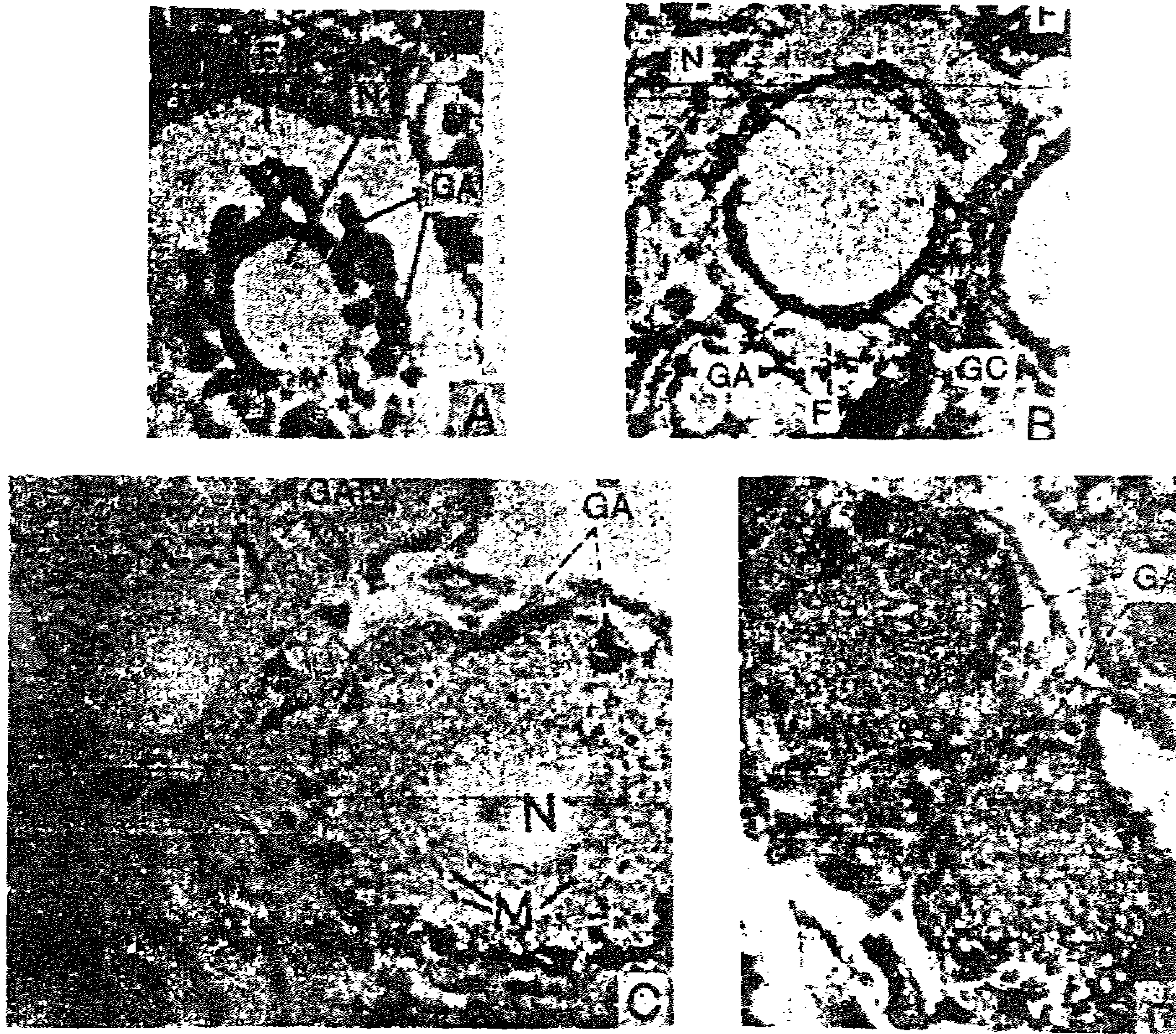
٢- جهاز جولجى والميتوكندريا : Golgi apparatus and mitochondria

فى عام ١٩١٥ أعلنت مونتى (Monti) أن جهاز جولجى فى الخلايا العصبية للفقاريات واللافقاريات يشبه الميتوكندريا من ناحية موقعه وكميته وتنظيمه ، ومن ثم استنتجت ان الميتوكندريا فى الخلايا الحية تمثل جهاز جولجى . ولقد أسدلت ستائر النسيان على فرض مونتى لفترة تزيدعلى الثلاثين عاما ثم أخذت فى الظهور بعد ذلك على صور مختلفة . ففى عام ١٩٤٨ أعلن توماس أن جهاز جولجى المعروف كلاسيكيا فى الخلايا العصبية للثدييات يتكون من كل من القطرات الدهنية والميتوكندريا الخيطية تحت تأثير التخلل بواسطة الاوزميوم . وقد تبنى كل من بيكر (١٩٤٩) وكوبرا (Chopra, 1960) رأى توماس فى ان الميتوكندريا هى جهاز جولجى . غير أنه طبقا لآراء موسى ومعاونيه (١٩٤٨-١٩٨١) لا توجد أية علاقة بين الميتوكندريا وجهاز جولجى فعلى الرغم من أن الميتوكندريا توجد على هيئة حبيبات صغيرة وقضبان قصيرة منتشرة فى أنحاء السيتوبلازم فى الخلايا النامية ، إلا أن جهاز جولجى يظهر كتركيب شبكى قنوى يحتل المنطقة المحورية للخلية العصبية الجنينية . ويتقدم النمو بأخذ هذا التركيب الشبكى فى الالتفاف حول النواة ثم ينتشر فى السيتوبلازم تاركا حيزا قرب حافة الخلية خاليامن جهاز جولجى ، ولكن توجد به ميتوكندريا.

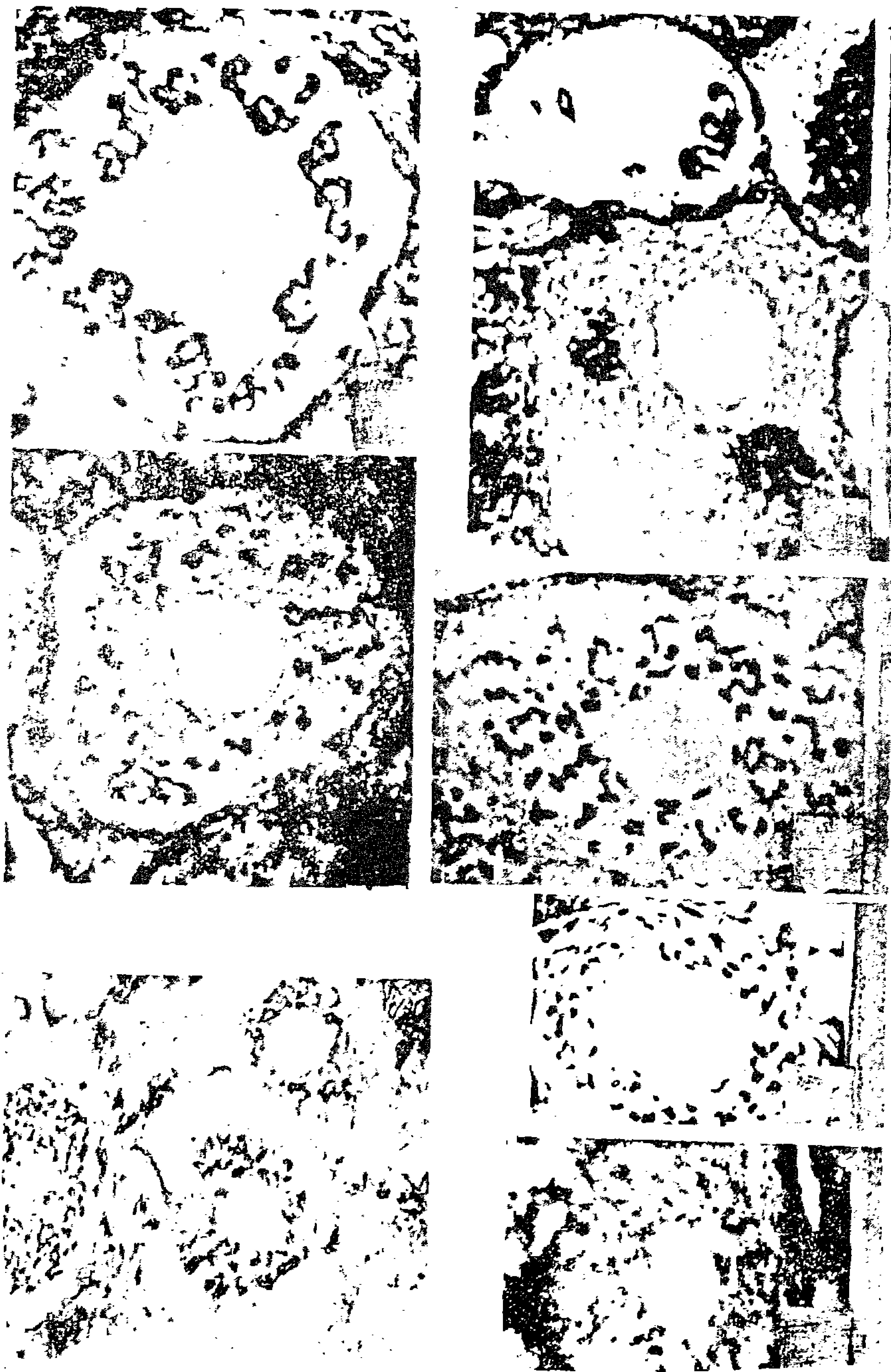
كذلك تمكن موسى عام ١٩٥٢ من توضيح جهاز جولجى والميتوكندريا جنبا إلى جنب فى الخلية الواحدة .

وبصورة عامة ، فإنه قد تم اثبات أن جهاز جولجى والميتوكندريا تركيبان متباينان فى الخلايا وذلك بواسطة الميكروسكوب الالكترونى (Beams et al ., 1952 etc..) وجهاز القوة الطاردة المركزية العالية (Brown, 1936 Moussa, 1950, 1952) وكذلك عن طريق قطع العصب الوركى (موسى ، ١٩٥٦) . وقد وجد موسى أنه عند قطع العصب الوركى فإن جهاز

جولجى فى الخلايا العصبية التى قطعت محاورها يهاجر من حول النواة الى حافة الخلية تاركا منطقة سيتوبلازمية محيطة بالنواة خالية منه ولكنهـا ما تـزال تحتوى على الميتوكندريا (شكل ٥٣) . بالإضافة إلى ما تقدم فإن التركيب الكيماوى لجهاز جولجى يختلف اختلافا بينا عن التركيب الكيماوى للميتوكندريا .



(شكل ٥٣)
(A) شبكة جولجى محيطة بالنواة فى خلية عصبية عادية ، بها (N) نواة (GA) شبكة جولجى (B) نفس الحالة السابقه ، بها (N) نواة - (GA) شبكة جولجى ، (GC) قناة اجسام جولجى (C) تحرك شبكة جولجى بعيدا عن حافة النواة (M) ميتوكندريا (D) تحرك أكثر وتحلل شبكة جولجى .



(شكل ٥٤) حالات مرضية مختلفة لجهاز جولجى

٣ - جهاز جولجى واجسام نسل (انظر الفصل العاشر)
Golgi apparatus and Nissl bodies

٤ - جهاز جولجى وقنوات هولمجرن :
Golgi apparatue and Holmgren canals

فى المراحل المبكرة لدراسة جهاز جولجى حدث خلط ادعاه Holmgren بأن هذا الجهاز مماثل لنسق من القنوات الصافية (تفتح على حافة الخلية) والذى أعلن أنه شاهده فى العديد من الخلايا وسماه " تروفوسبونجيوم "trophospongium" وقد أضاف Cajal إلى هذا اللبس عندما تحدث عن شبكة جولجى فإنها قنوات جولجى - هو لمجرن .

تشير النتائج التى أمكن الحصول عليها باستخدام القوة الطاردة المركزية العالية تثبت أن قنوات هولمجرن تختلف عن جهاز جولجى (شكل ٥٢) . والواقع أن الرأى السائد الآن بين علماء الخلية أنه لا توجد أية علاقة بين هذين الجهازين .

ادلة اخرى على حقيقة وجود جهاز جولجى :

(١) سلوك أجسام جولجى أثناء انقسام الخلية ووجودها فى سيتوبلازم البويضات المخصبة ، ثم توزيعها على الخلايا الناتجة يؤكد أنه جسم دائم التواجد .

(٢) يتوقف نمط التغير فى جهاز جولجى على المؤثر الحادث ، أى أن كل مؤثر يؤدى الى تغيرات مميزة له .

(٣) يوضح سلوك جهاز جولجى فى الخلايا الغدية أنه تركيب خلوى أى جهاز حى لا يمكن إنكار وجوده . فمتابعة ما يحدث فيه من تغيرات مصاحبة للأحوال الفسيولوجية لا تدع مجالا للشك فى حقيقة وجود هذا التركيب .

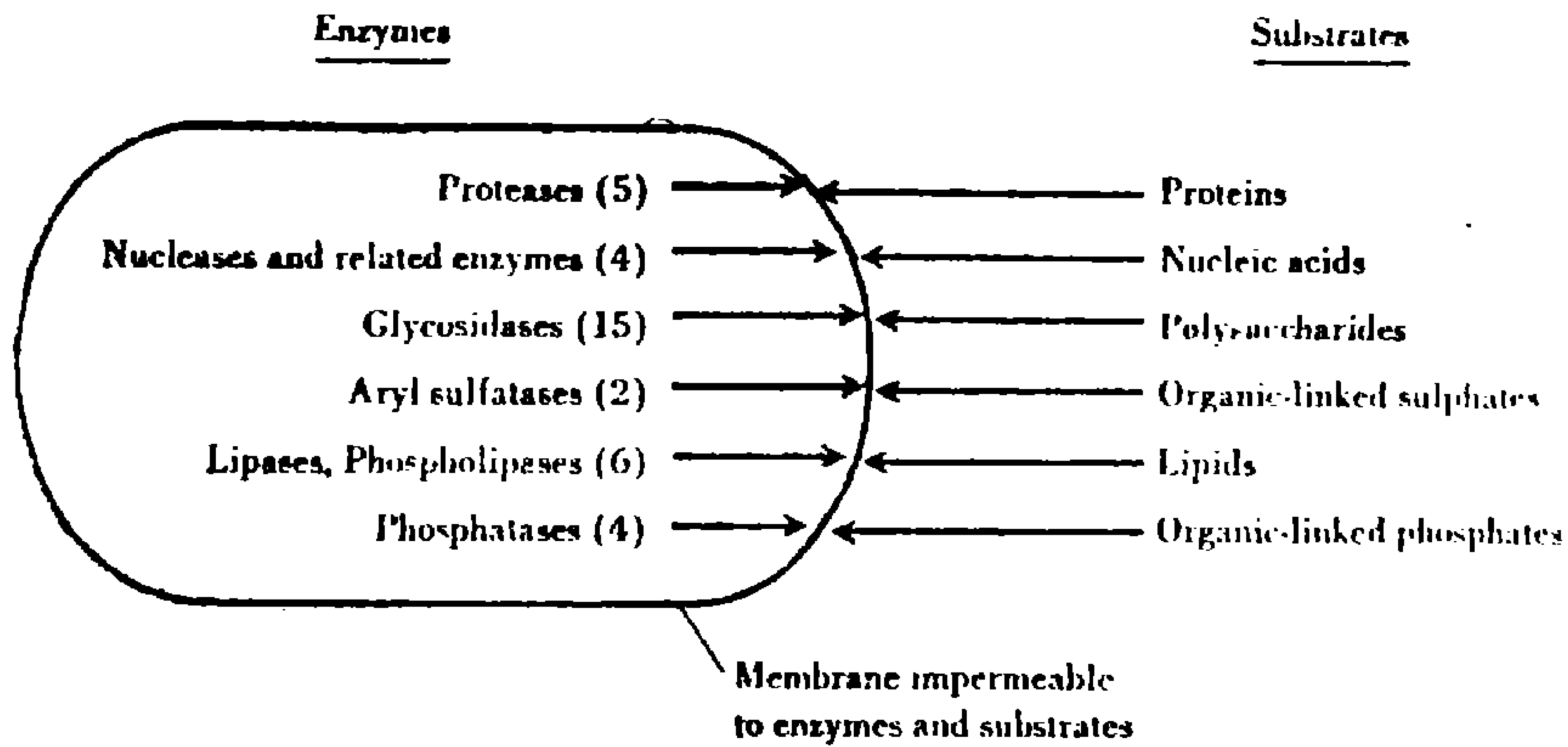
الفصل التاسع

الليزوسومات والبيروكسيسومات LYSOSOMES AND PEROXISOMES

الليسوزومات Lysosomes :

وصفت الليزوسومات لأول مرة فى عام ١٩٥٥ بواسطة دى ديوف de Duve وتلاميذه فى خلايا كبد الفأر وكان من المعتقد فى البداية انها تمثل الجسيمات التى كان يطلق عليها الميكروسومات (Microsomes) ولكن تبن أنها لا تحتوى على ح ر ن المميز لتلك الجسيمات . ثم تغير الرأى الى أنها نوع من الميتوكندريا الصغيرة ولكن ثبت أيضا أنها ليست كذلك . وعلى ذلك تم إعتبارها أحد التراكيب السيتوبلازمية . وقد تم وصفها بعد ذلك فى معظم الخلايا الحيوانية بواسطة عدد كبير من الباحثين . وهناك من الشواهد ما يدل على وجود تراكيب تشبه الليزوسومات فى الخلايا النباتية .

وتبدو الليزوسومات بالمجهر الضوئى على هيئة حبيبات أو حويصلات صغيرة . وفى الفحص بالمجهر الالكترونى تبدو الليزوسومات كأكياس صغيرة محاطة بغشاء رقيق ذو تركيب دهنى - بروتينى .



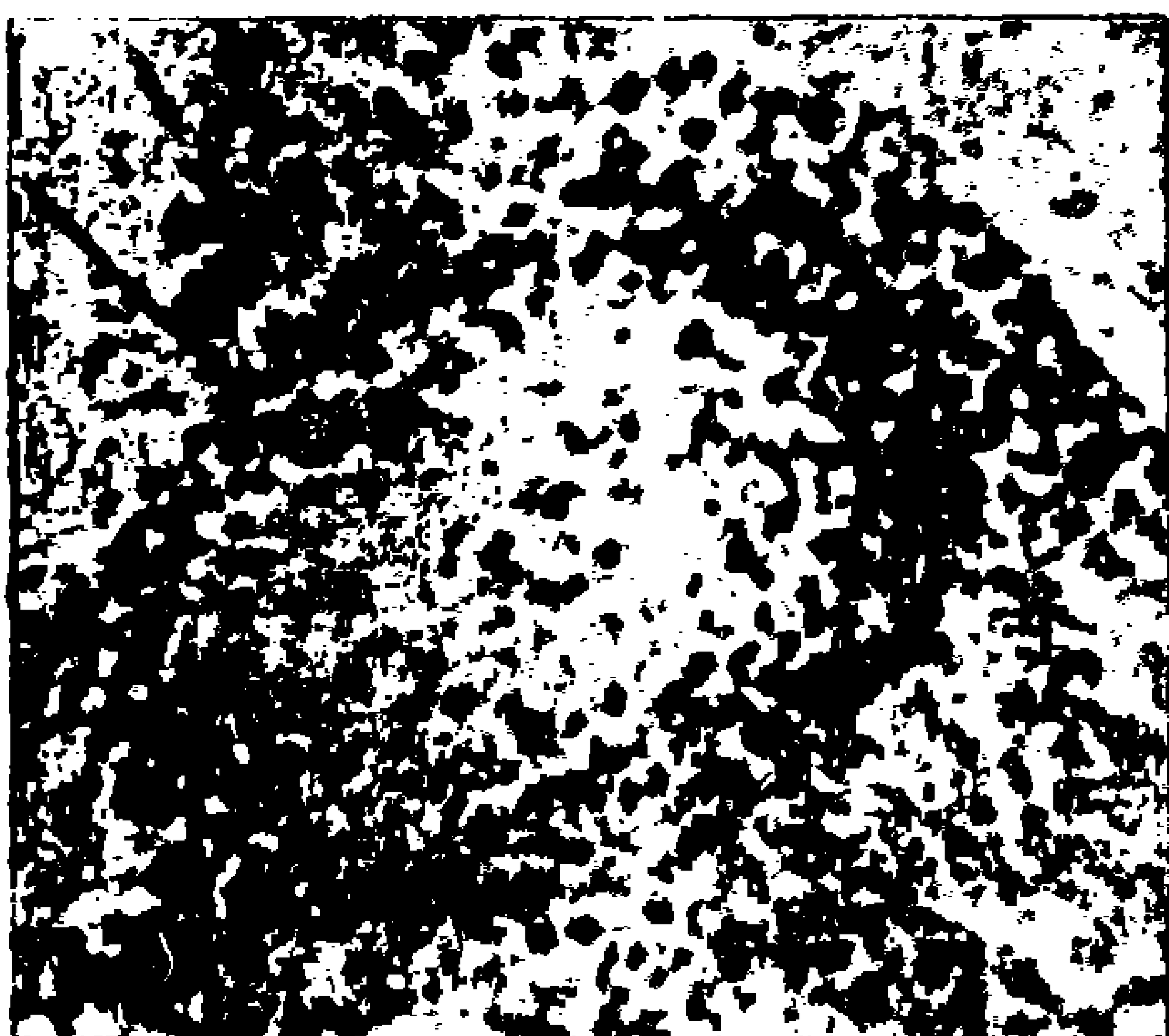
(شكل ٥٥)
الانزيمات داخل الليسوزومات

وتتميز الليزوسومات باحتوائها على إنزيمات تحلل مائى تعمل فى وسط حمضى مثل الفوسفاتيز الحمضى وريبونيوكليز ودى أوكسى ريبونيوكليز . وتعمل هذه االإنزيمات على هضم أو تحليل المواد الخلوية المختلفة مثل البروتينات والأحماض النووية والسكريات . ومن هنا يمكن تفهم معنى كلمة ليزوسومات على انها الأجسام التى تعمل على تحلل المواد . ومن المهم إدراك أنه اذا ما انفجر الغشاء الذى يحد الليزوسومة ، فإن الإنزيمات التى بداخلها تنطلق إلى السيتوبلازم مسببة هضم وتحلل التراكيب الخلوية الأخرى مما يؤدى إلى تحلل الخلية وموتها . ولهذا فان الليزوسومات تعرف بأنها **أكياس الانتحار** sucide bags حيث أنه من الممكن ان تميت الخلية نفسها بما تحتويه من إنزيمات قوية هاضمة أو محللة .

الكشف عن الليزوسومات Detection of lysosomes :

عادة ما يستخدم الكشف عن إنزيم الفوسفاتيز الحمضى فى اظهار الليزوسومات باستخدام المجهر الضوئى . ذلك أن هذا الإنزيم فضلا عن أنه من أهم انزيمات الليزوسومات - فإن الكشف عنه هستوكيماويا يعد أمرا ميسورا .

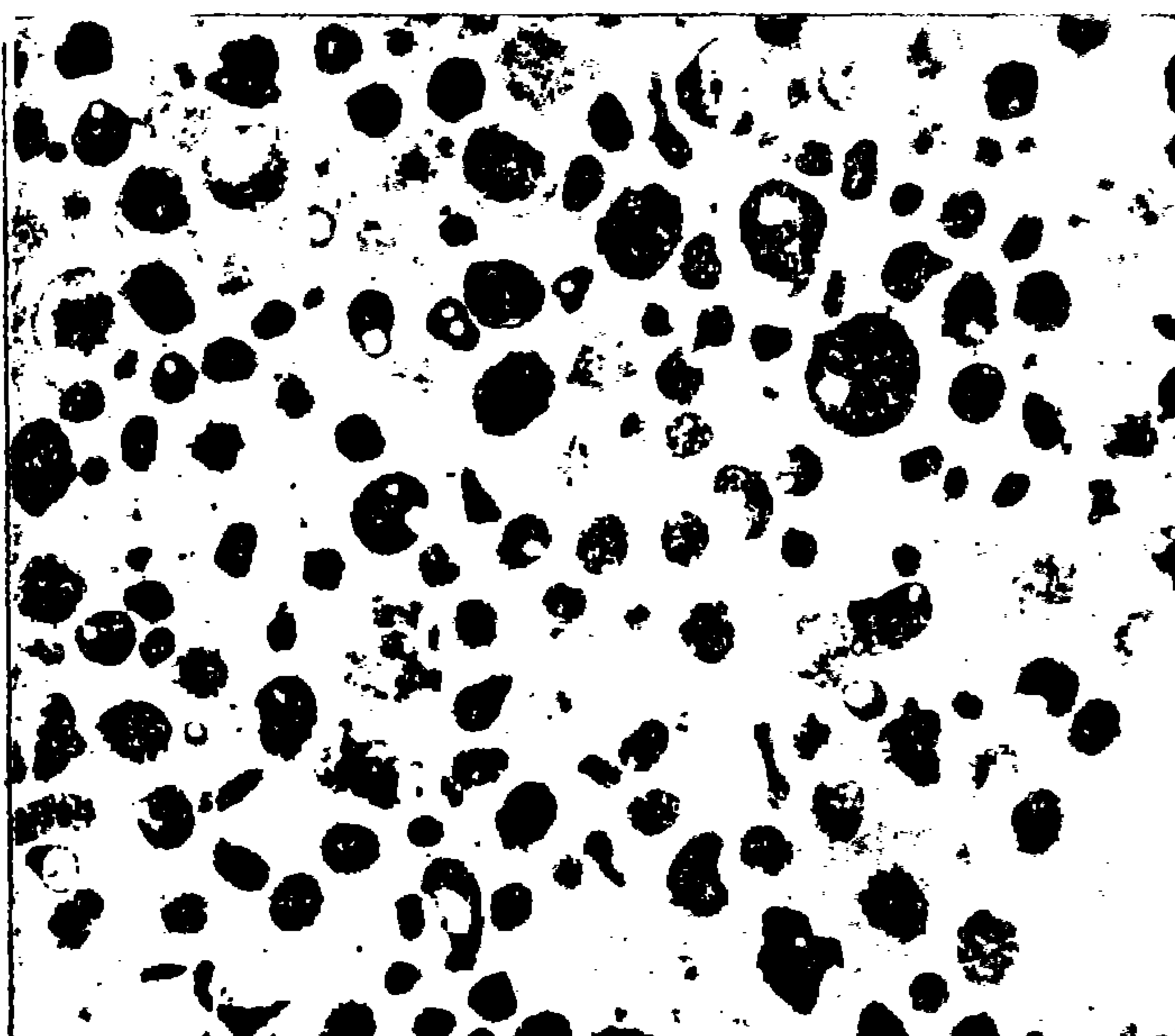
ولتحقيق ذلك الغرض ، تؤخذ قطاعات ثلجية من النسيج مثبتة فى فورمول - كالسيوم وتوضع فى محلول حاضن incubation medium يحتوى على تيترات الرصاص ومادة أساس للإنزيم substratum وهو فى هذه الحالة بيتاجلسروفوسفات الصوديوم ، على أن يضبط الأس الهيدروجينى للمحلول عند درجة ٥ر٠ (ph 5) ودرجة حرارته ٣٧ ° م . وبعد ذلك تغمس القطاعات لفترة وجيزة فى كبريتيد الأومنيوم الصفراء . وتظهر الليزوسومات (موقع نشاط إنزيم الفوسفاتيز الحمضى) بعد هذه المعاملة على هيئة حويصلات صغيرة لونها بنى داكن . وحسب هذه الطريقة فإن الإنزيم الموجود فى خلايا النسيج يعمل على تحلل مادة الأساس فى المحلول وتتحرر بذلك أيونات الفوسفات التى تتحد مع أيونات الرصاص لتكون فوسفات الرصاص اللاذائبة . وتتحول هذه المادة المترسبة عديمة اللون الى كبريتيد الرصاص ذى اللون البنى الداكن وذلك بتفاعلها مع كبريتيد الأمونيوم الصفراء . ويراعى عمل قطاعات ضابطة وذلك بوضعها فى محلول حاضن يعوزه مادة أساس الإنزيم(بيتا جلسروفوسفات الصوديوم) ، وعلى ذلك فإن هذه القطاعات ستعطى نتيجة سالبة للتفاعل.



(شكل ٥٧)



(شكل ٥٦)



(شكل ٥٨)

شكل ٦٣- الليسوزومات في خلية عصبية حركية .
شكل ٦٤- الليسوزومات فى خلية عصبية فى الحبل الشوكى .
شكل ٦٥- صورة بالميكروسكوب الالكترونى فى خلية كبدية .

التوزيع والحجم Size and distribution :

لوحظ أن هناك علاقة وثيقة بين الليزوسومات وموقع جهاز جولجى فى الخلية .. ومن أمثلة ذلك أنه فى طلائية الأمعاء يقع معظم الليزوسومات فى المناطق الفمية من الخلايا حيث يوجد جهاز جولجى ، كذلك الحال فى الخلايا الكبدية حيث أن معظـــم الليزوسومات توجد فى منطقة جهاز جولجى . وقد أوضحت الدراســـات ان الليزوســـــومات الأوليـــة انما تنشأ جزئيا من جهاز جولجى ويوضح نشـــاط إنزيـــم الفوســـفاتيز الحمضى فى أكياس جهاز جولجى .

يختلف حجم الليزوسومات حسب اعتبارات متعددة منها طبيعة نشاطها الوظيفى وأصلها وطراز الخلية . ففى الخلايا الكبدية نجد أن قطر الليزوسومة حوالى ٥٠ر ميكرون ، إلا أن هناك من الليزوسومات ما يصل قطـــره إلى عدة ميكرونات كما فى كلية الثدييات . وقد قدر أن حويصلات جولجى تمثل أصـــغر الليزوســـومات حيث يصل قطرها الى ٢٥-٥٠ مللى ميكرون .

طرز الليزوسومات Types of lysosomes

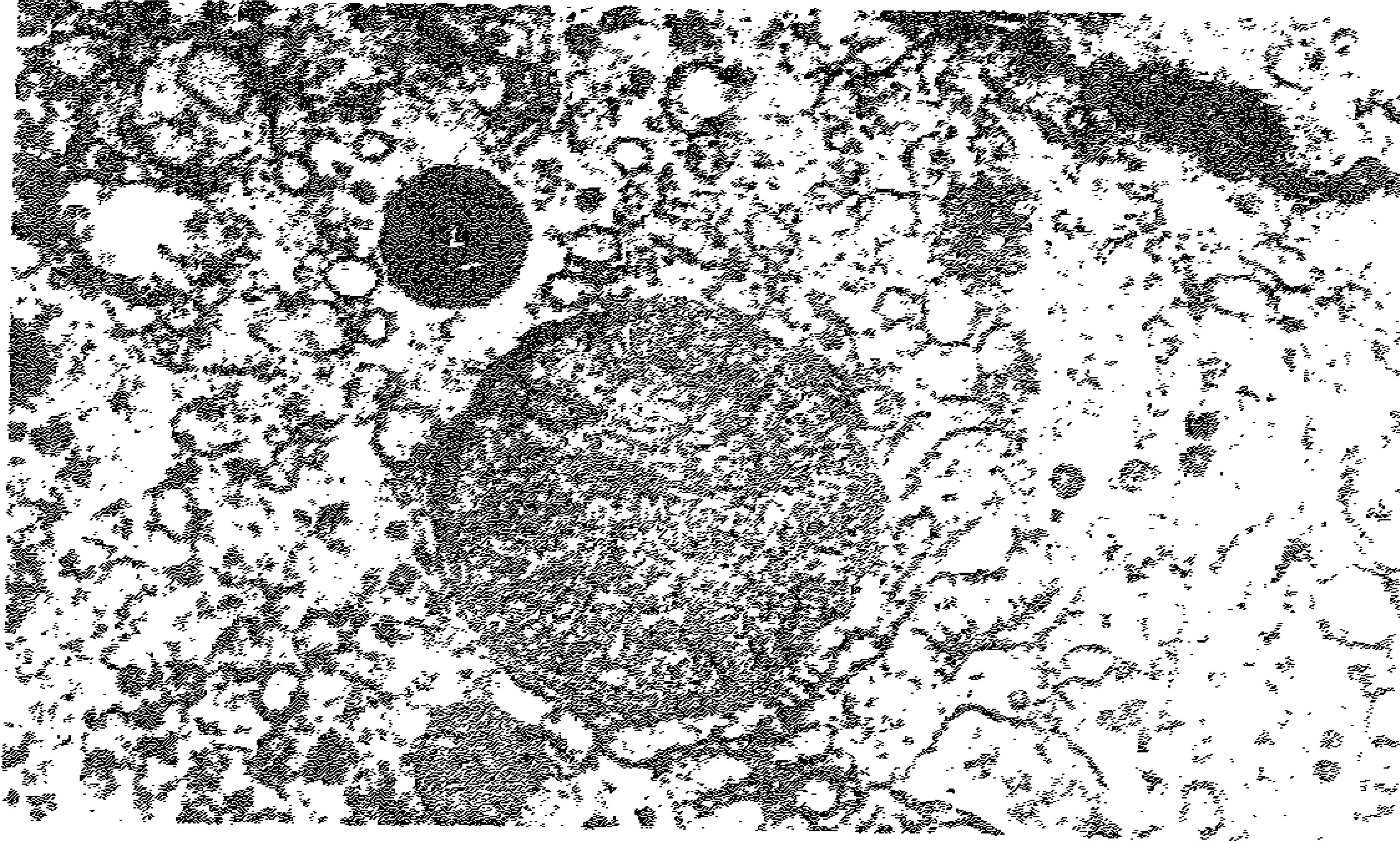
يمكن تمييز أربعة طرز من الليزوسومات :

١ - الليزوسومات الأولية أو الأصلية : The original or primary lysosomes

وتسمى أيضا **حبيبات الإختزان** Storage granules . فى البداية يخلق إنزيم الفوسفاتيز الحمضى بواسطة الريبوسومات ثم يتجمع فى الشبكة الإندوبلازمية . وقد أوضحت الدراسات الهستوكيماوية أن هذا الإنزيم ينفذ إلى شبكة جهاز جولجى حيث يتجمع فى حويصلات معينة ،وفى النهاية تنفصل هذه الحويصلات الغنية بإنزيم الفوسفاتيز الحمضى عن جهاز جولجى . وعلى ذلك فإنه يمكن القول أن الليزوسومات الأولية تنشأ جزئيا من جهاز جولجى.

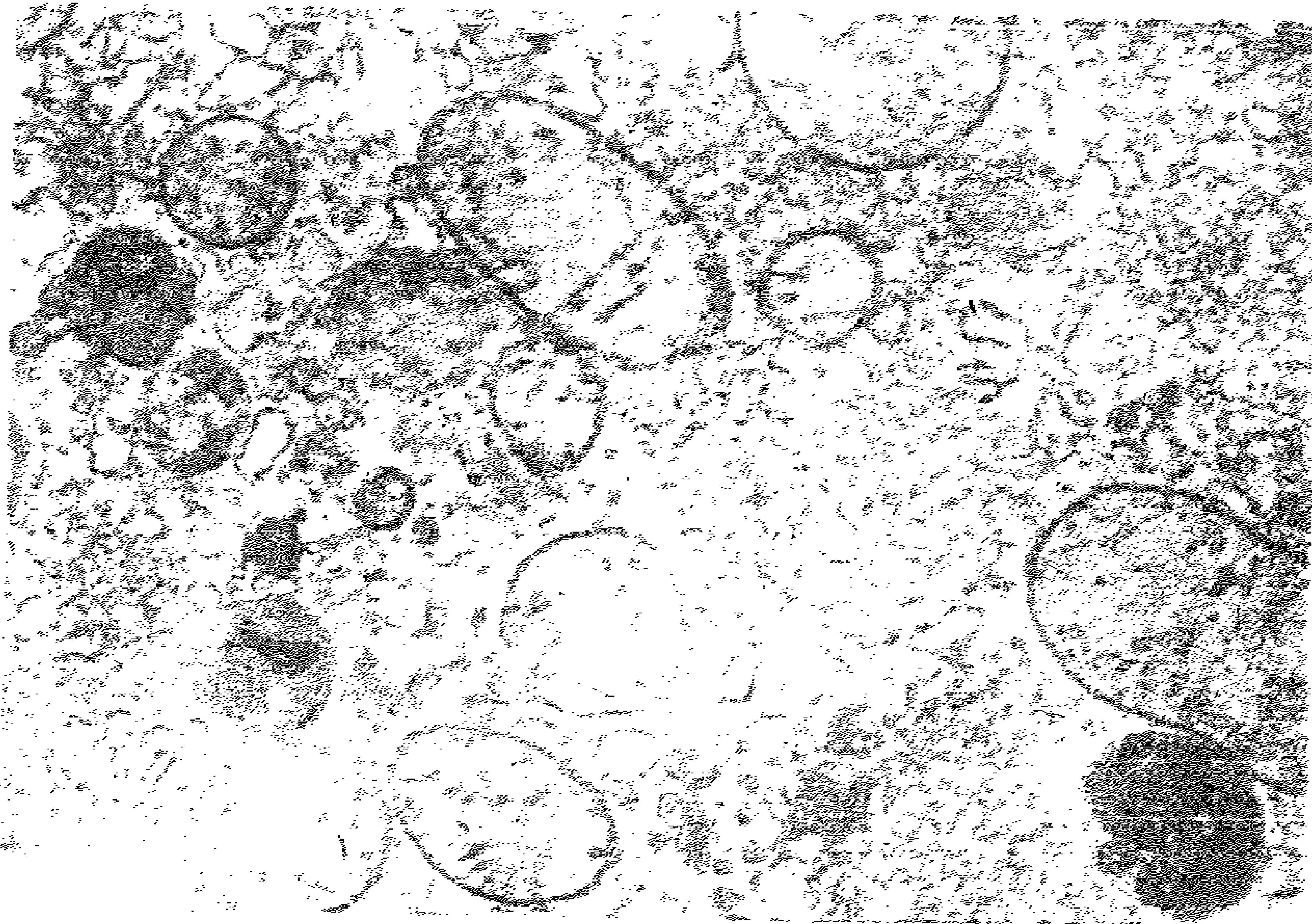
٢ - الأجسام البلعمية المخالفة أو الفجوات الهضمية (أو الليزوسومات الثانوية) The heterophagosomes or digestive vacuoles

وهذه تنشأ من **بلعمة** phagocytosis أو **رشف** pinocytosis لمواد غريبة بواسطة الخلية واتحاد الحويصلة الناشئة عن انغماد الغشاء الخلوى مع ليزوسومة أولية فيتكون بذلك ما يسمى " بالجسم البلعمى المخالف " . ويكون هذا الجسم بالطبع غنيا بإنزيم الفوسفاتيز الحمضى وإنزيمات التحلل الأخرى التى تعمل على هضم المادة المبتلعة ، وفى النهاية تمر نواتج الهضم من خلال غشاء الليزوسومة إلى السينوبلازم .



(شكل ٥٩)

صورة بالميكروسكوب الالكترى لســوزومات فى خلية كبدية



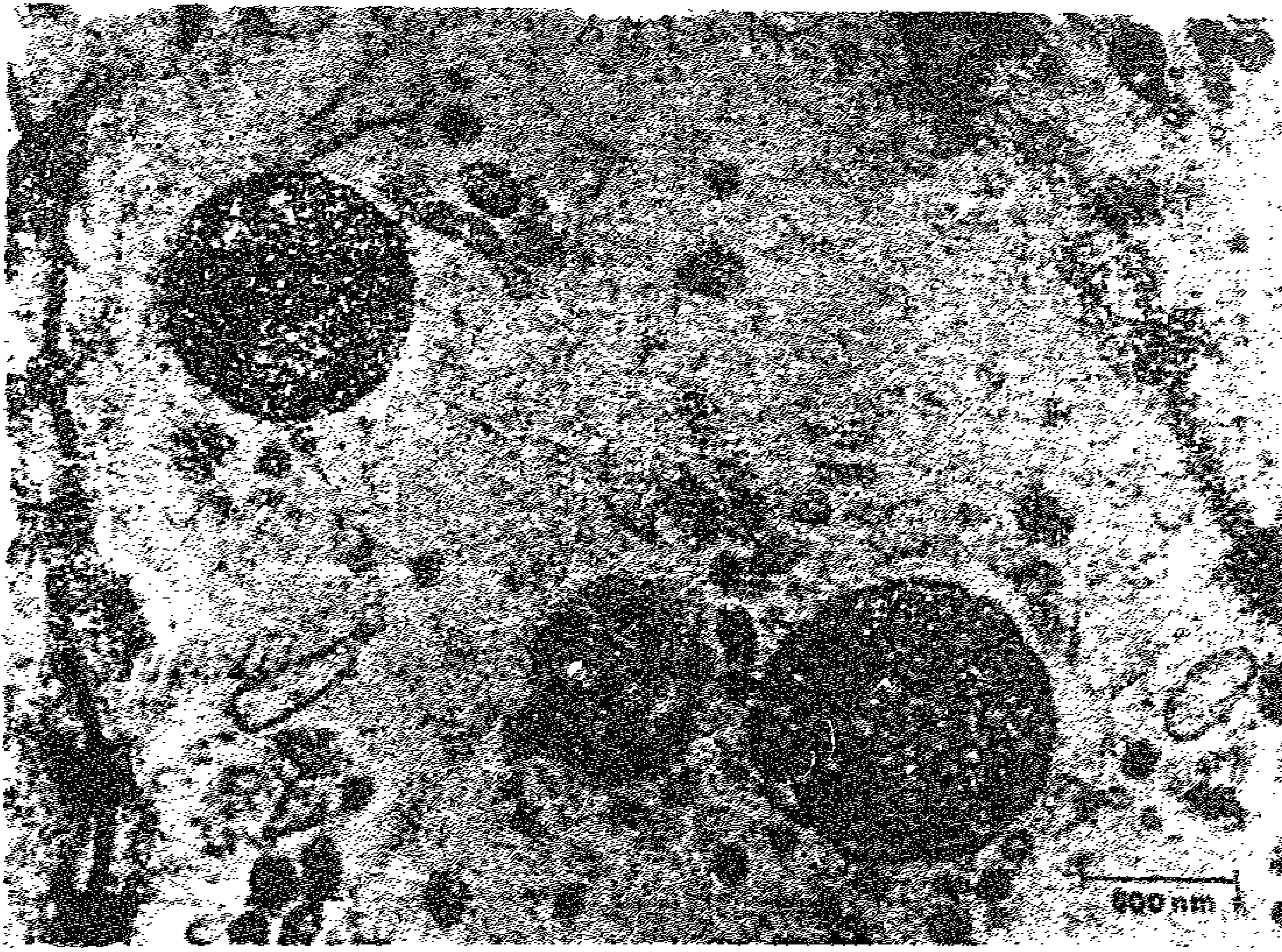
(شكل ٦٠)

صورة بالميكروسكوب الالكترونى لخلية كبدية تحت تأثير مادة " فينوباربيتول " .



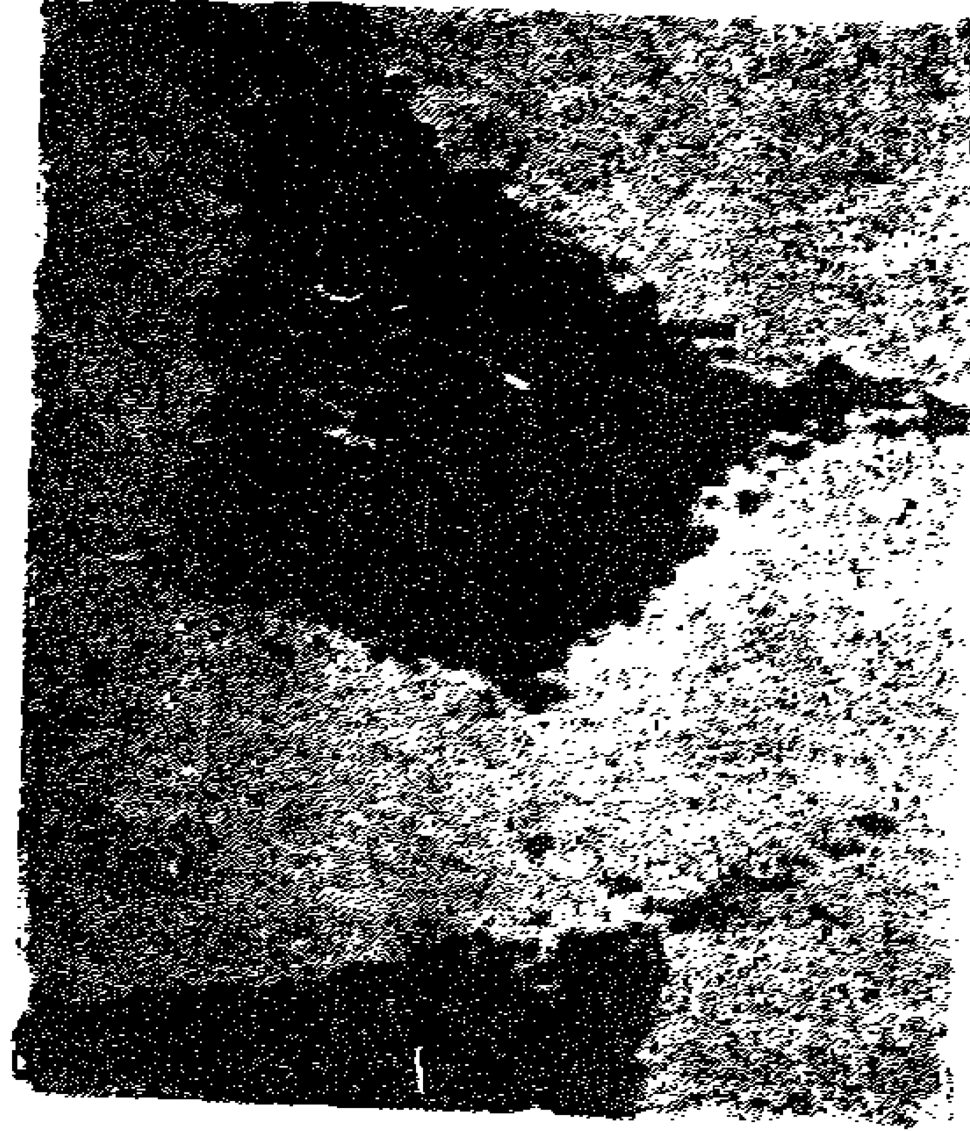
(شكل ٦١)

صورة بالميكروسكوب الالكترونى لتوضيح الليسوزومات فى احدى خلايا قشرة الغدة الكظرية



(شكل ٦٢)

صورة أخرى بالميكروسكوب الالكترونى لتوضيح الليسوزومات فى احدى خلايا اللفائفى فى الفأر



(شكل ٦٣)
صورة توضح تأثير المبيد الحشرى " جوزاثيون " فى إحداث كثافة شديدة فى الليسوزومات فى خلية عصبية حركية

٣ - الأجسام المستبقاة The residual bodies

ويقصد بها الليزوسومات المحتوية على المواد المتخلفة غير المهضومة . وفى الأميبا والأوليات الأخرى نجد أن هذه الأجسام يتم التخلص منها بالتبرز . وفى خلايا الحيوانات العليا نجد أن هذه الأجسام تبقى لفترات طويلة فى السيتوبلازم ويعتقد ان لها علاقة وثيقة بمظاهر الشيخوخة التى قد تعترى الخليـــة وقد أشــار "جاتنبى وموسى" Gatenby and Moussa فى عام ١٩٥١ إلى أن الحبيـــبات الصبغيـــة فى الخلايا العصبية الكبيرة تنتج من جهاز جولجى .

٤ - فجوات البلعمة الذاتية The antophagic vacuales :

تنتج هذه الفجوات عن ابتلاع الليزوسومات لجزء من الخلية - مثل الميتوكوندريا واجزاء من الشبكة الإندوبلازمية - بغرض هضمه والتخلص منه . وقد شوهد عدد كبر من هذه الفجوات فى كثير من الحالات المرضيه والفسيولوجية ، ومن أمثلة ذلك الفجوات المتعددة المحتوية على بقايا من الميتوكوندريا والتى تشاهد فى الخلايا الكبدية للحيوانات المحرومة من

الطعام .ويعتقد أن الخلايا فى هذه الحالة تتغذى على بعض محتوياتها دون أن ينتج عن ذلك ضرر كبير لا يمكن اصلاحه .

ومن الواضح أن هذه الطرز الأربعة من الليزوسومات تتميز بالثبات الواضح فى الخلايا الحية .

الأهمية الوظيفية لليزوسومات Functional significance of lysosomes :

تلعب الليزوسوما دورا هاما فى مختلف الأنشطة الخلوية مثل الهضم داخل الخلوى وتكوين الليبوفوسين (حبيبات دهنية ملونة) ، كما تقوم بدور أساسى فى أيض المواد الكربوهيدراتية . ومن ثم نجد الليزوسوما بأعداد وفيرة فى الخلايا ذات الصلة بأيض الكربوهيدرات مثل الخلايا الكبدية وخلايا الكلية والأمعاء الدقيقة .

وفى بعض الحالات تقوم بدور أساسى فى إزالة بعض التراكيب النسيجية وذلك بابتلاعها وهضمها ، ومن الأمثلة على ذلك ما يحدث لذيل (أبو ذنيبة) أثناء عملية تحوره الى ضفدع كامل النمو . فقد وجد أن تآكل واختفاء الذيل يرجع إلى وجود إنزيمات تحلل (مثل الكاثبين) بكميات كبيرة فى ليسوسومات خلايا الذيل حيث تنطلق هذه الإنزيمات خارج الليزوسومات مسببة هضم الخلايا والأنسجة الخاصة بالذيل .

كما يعتقد أن إنزيمات الليزوسومات الموجودة فى الحيوان المنوى تعمل على تسهيل اختراقة للبويضة أثناء الإخصاب .

وبالإضافة إلى ما سبق ، فإن الليزوسومات لها اتصال وثيق بكثير من الظواهر البيولوجية والمرضية مثل **التشكل** morphogenesis **والشيخوخة** senility وتحول الخلايا العادية إلى خلايا سرطانية .

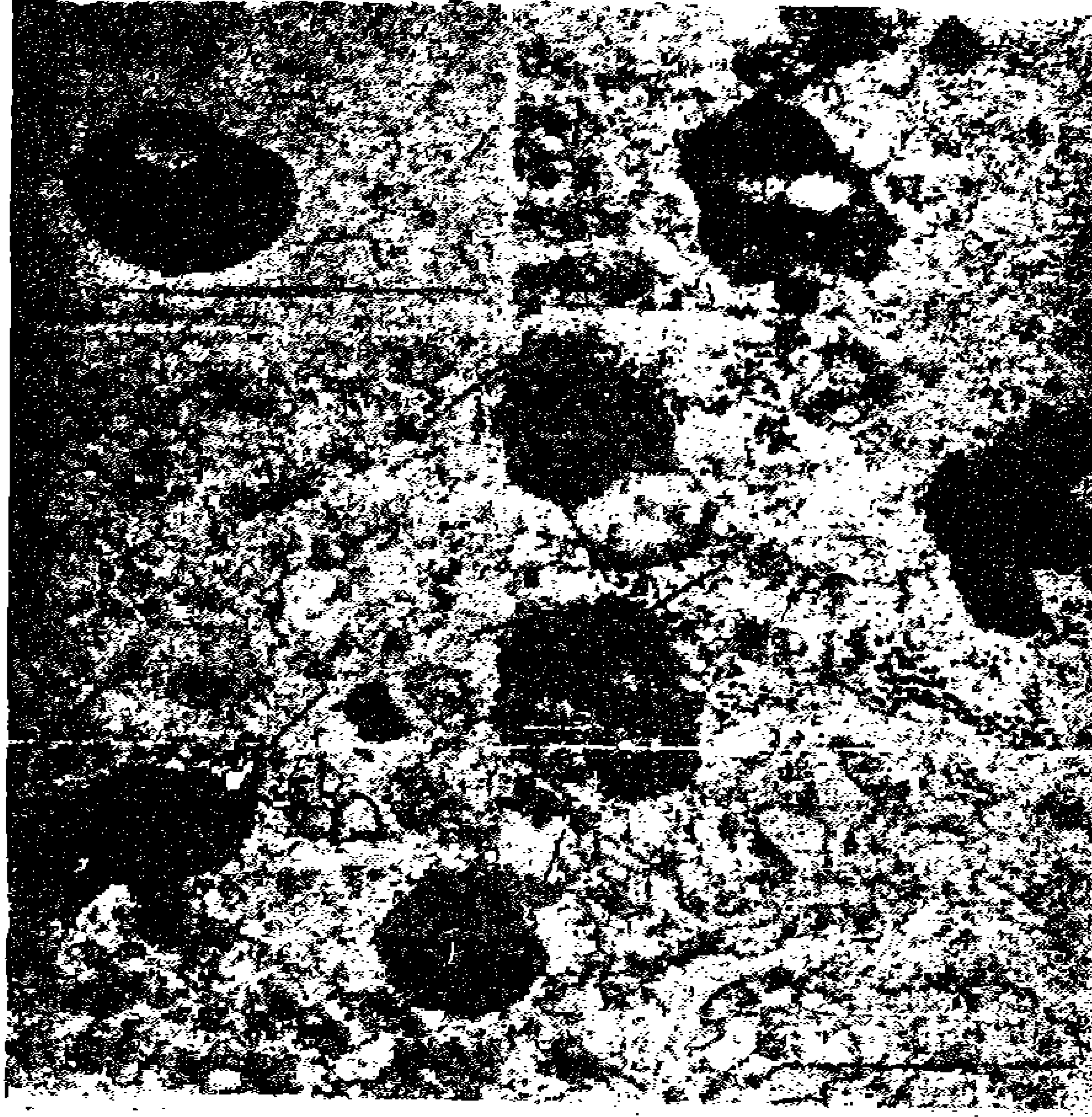
التغيرات الفسيولوجية والمرضية Physiological and pathological changes :

تتأثر الليزوسومات فى كثير من الحالات الفسيولوجية والمرضية كما يتضح من الأمثلة الاتية :

١ - يؤدى تجويع الحيوانات إلى قلة أعداد الليزوسومات التى تختفى تماما إذا طالت مدة التجويع .

٢ - لوحظ فقدان تدريجي فى أعداد الليزوسومات مع التقدم نحو الشيخوخة خاصة فى الخلايا الكبدية .

٣ - أوضحت الدراسات ان أعداد الليزوسوما تقل فى الخلايا الكبدية السرطانية وكذلك فى خلايا كبد الحيوانات حاملة الاورام (Banhawy ١٩٦٤) .



(شكل ٦٤)
خلية عصبية حركية فى القط توضح تأثير الإختناق على الليسوزومات

٤ - أثبتت الأبحاث أن اشعة إكس تسبب تجمع الليزوسومات معا فى بعض طرز الخلايا العصبية أو تفتتها واختفاءها فى النهاية كما يحدث فى الخلايا الكبدية . وقد اتضح أن المعاملة لفترات طويلة بهذه الأشعة يسبب انفجار أغشية الليزوسومات وتحرر الإنزيمات التى بداخلها مما يسبب هضم وتحلل التراكيب الخلوية وبالتالى تحلل الخلايا .

٥ - تتغير أعداد وأحجام الليزوسومات عند إصابة الخلايا بالنكرزة والتحلل .

٦- وجد أن التعرض للمبيدات الحشرية يسبب تغير واضح فى ليزوسومات الخلايا الكبدية والعصبية (خطاب وجنزورى ١٩٧٠ ، بنهاوى وجنزورى ١٩٨٠) ، ففى بعض الحالات

البيروكسى سومات Peroxisomes

البيروكسى سومات عبارة عن جزئيات بيضاوية الشكل توجد فى السيتوبلازم ويصل قطرها إلى حوالى ٣ر٠ - ٥ر١ ميكرون ويحدها غشاء مفرد ، وتحتوى على حبيبات دقيقة تجمع فى المركز مكونة لبا معتما . ويصل عدد البيروكسى سومات فى الخلية الكبدية مثلا إلى ٧٠- ١٠٠ ، وهى غنية بانزيمات معينة منها **الهيروكسيديز** Peroxidase ، **كاتاليز** Cataleses ، **امينو أوكسيديز** Amino oxidase ، **يوريت أوكسيديز** Urate oxidase . وتتواجد البيروكسى سومات فى كثير من خلايا الفقاريات -وكذلك فى الأوليات الحيوانية والخميرة وكثير من خلايا النباتات العليا .

منشأ البيروكسى سومات Origin of peroxisomes :

تظهر البيروكسى سومات فى الخلايا النباتية والحيوانية كانتفاخات من الشبكة الإندوبلازمية ، كما أن إنزيماتها يتم تخليقها بواسطة الريبوسومات .

النشاط الوظيفى للبيروكسى سومات Functional activities of peroxisomes

يبدو أن هناك علاقة فيما يتعلق بالانشطة الحيوية بين البيروكسى سومات وكل من البلاستيدات الخضراء والميتوكوندريا حيث كثيرا ما تشاهد البيروكسى سومات فى موقع قريب جدا أو ملامس للميتوكوندريا والبلاستيدات فى النباتات الخضراء .

وقد وجد أن بيروكسى سومات الخلايا الكبدية تحتوى على أربعة أنزيمات تشترك فى التحولات الكيماوية الخاصة **بفوق اكسيد الهيدروجين** hydrogen peroxide (H_2O_2) . هذه الانزيمات هى :

يوريت أوكسيديز Urate oxidase

دى أمينوأوكسيديز D-amino oxidase

ألفا هيدروكسليك أسد أوكسيديز α -hydroxylic acid odidase

(وهى كلها تعمل على تخليق فوق أكسيد الهيدروجين) ، وكذلك إنزيم **كاتاليز** catalase الذى يعمل على تكسير مادة فوق أكسيد الهيدروجين حيث أنها مادة ضارة ، وبذلك يحمى الخلية من تأثيراتها .

الفصل العاشر

اجسام نسل NISSL BODIES

وصفت أجسام نسل أو الأجسام النمرية tigroid bodies - للتشابه فى توزيعها فى السيتوبلازم ببرقشة جلد النمر - لأول مرة بواسطة الباحث " نسل Nissl عام ١٩٨٩" . ولهذه الأجسام قابلية شديدة للاصطباغ بالصبغات القاعدية ولهذا يطلق عليها عادة عدة أسماء منها **الأجسام الملونة** chromophil bodies أو **الاجسام القاعدية** basophil bodies .

وهذه الأجسام مميزة للخلايا العصبية حيث أنهـا لا توجد سوى فى هذا الطراز من الخلايا .

وتوجد أجسام نسل فى الخلايا العصبية للافقاريات على هيئة حبيبات صغيرة ، بينما توجد فى الخلايا العصبية للفقاريـات على هيئة ألـواح متباينة الأشكال والأحجام . وتنتشر هذه الأجسام فى سيتوبلازم وشجيرات الخلايا العصـبية ولكنها لا توجد فى محاور هذه الخلايا .

التركيب الكيماوى chemical composition :

تتكون أجسام نسل من بروتين نووى بصفة أساسية ، أو بتعبير آخر من بروتين وحمض ر ن أ . وقد ود أن البروتين يتكون هنا أساسا من الأرجنين والهستدين .

توضيح أجسام نسل Demonstration :

يمكن مشاهدة أجسام نسل فى الخلايا العصبية الحية غير المصبوغة بالاستعانة بميكروسكوب التباين . وفى العينات المثبتة بالمثبتات المناسبة يمكن إظهار أجسام نسل باستخدام بعض الأصباغ القاعدية مثل **التلويدين الازرق** Toluidine blue، **بورت مثيلين بلو** Borret's methylene blue ، صبغ جمـا Glemsa stain .

الاهمية الفسيولوجية والاستجابة للمؤثرات المختلفة

Physiological signifance and response to various stimuli

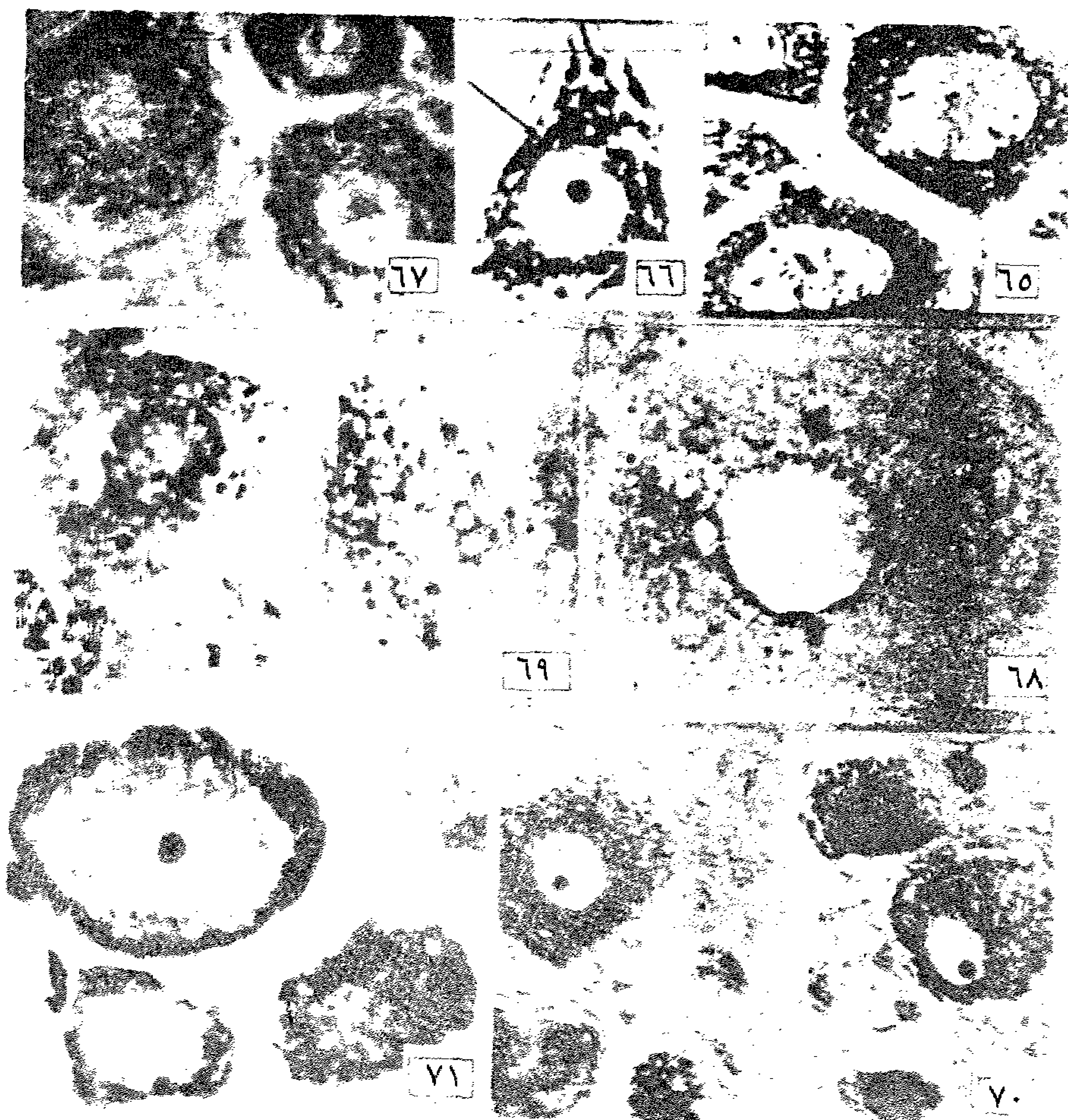
١ - تقل أجسام نسل بصورة ملحوظة خلال الإجهاد وقد لوحظ أن هذه الأجسام تتكون مرة أخرى عندما يسمح للحيوان بالراحة . وقد استنتج من ذلك أن هناك علاقة وثيقة بين هذه الأجسام والأنشطة الوظيفية للخلايا العصبية ، ويعتقد بعض الباحثين أن هذه الأجسام تقوم بدور هام فى اختزان الأوكسجين فى الخلايا العصبية .

٢ - وجد أن هذه الأجسام تختفى من الخلايا العصبية للحيوانات الرخوية بعد انتزاع العقد العصبية بشرط وضعها فى ماء البحر الجارى . واذا ما تركت العقد العصبية داخل جسم الحيوان بعد موتـــه ، فإن أجســام نسل تتراكـم بعد عشـر ساعـات عند أكمة المحور axon hillock ثم تأخذ بعد ذلك فى الحركة إلى داخل المحور تاركة السيتوبلازم خاليا من تلك الأجسام ، وتكون هذه الحركة أوضح بدرجة أكبر اذا وجدت الخلايا فى وسط يفتقر إلى الأوكسيجين ويمكن الاستنتاج من ذلك أن النقص فى غاز الأوكسيجين هو الذى يسبب هجرة أجسام نسل إلى محور الخلية العصبية بعد موتها .

٣ - تتبع هايدن (١٩٤٨) التغيرات التى تحدث فى أجسام نسل خلال عمليات التكوين والإصابات والتحلل ، وقد توصل إلى نتيجة مفادها أن أجسام نسل تتغير بدرجة ملحوظة حسب الحالة الفسيولوجية للخلية . وقد بحث هايدن التغيرات الخلوية الناجمة عن قطع العصب ، وقد وجد أن أجسام نسل تختفى بعد أيام قليلة كما تتضاءل كمية الحمض النووى الى حد كبير خلال أسبوعين . وقد توصل هايدن بذلك إلى حقيقة أن لاجسام نسل صلة وثيقة بكل من البروتينات النووية والوظائف الحركية والحسية للخلايا العصبية .

٤ - عند قطع محور خلية عصبية ، تبدأ أجسام نسل فى الاختفاء من عند الجزء المركزى من الخلية العصبية ويستمر تزايد اختفاء أجسام نسل من الداخل إلى الخارج حتى لا تبقى سوى حبيبات قليلة وبعض الألواح الصغيرة عند الحافة الخارجية للسيتوبلازم . وقد لوحظ أن أجسام نسل تتكون من جديد بعد خمسة عشر يوما تقريبا .

٥ - وجد ان أجسام نسل فى الحشـــرات (موسى وبنهاوى ١٩٥٩) وفـــى الثدييات



(شكل ٦٥) اجسام نسل فى خلية عصبية فى الجراد

(شكل ٦٦) خلية عصبية فى الحبل الشوكى

(شكل ٦٧) خلية عصبية عقدية فى الدجاج

(اشكال ٦٨-٦٩) تأثير المبيدات الحشرية على اجسام نسل فى الخلايا العصبية فى احد اللافقاريات

(اشكال ٧٠-٧١) تأثير المبيدات الحشرية على اجسام نسل فى الخلايا العصبية للفقاريات

(بنهاوى وآخرون ١٩٧٢ ، بنهاوى وجنزورى ١٩٨٠) تتأثر تأثرا واضحا باستخدام المبيدات الحشرية : ففى الخلايا العصبية الصغيرة للحشرات تتجمع أجسام نسل فى كتل صغيرة ، وفى الخلايا العصبية الكبيرة يقل عددها ويتجمع معظمها عند حافة الخلية ، وفى المراحل المتأخرة من التسمم نجد أن أجسام نسل تكاد تختفى تماما .

٦ - تتأثر أجسام نسل بالعدوى بالفيروسات (موسى وخطاب ١٩٦١) : ففى الدجاج صغير السن والمنقول اليه العدوى بفيروس نيوكاسل نجد ان أجسام نسل أصبحت صغيرة فى الحجم كما قلت قابليتها للصباغة ، وفى الدجاج اليافع نجد أن أجسام نسل تتفتت الى حبيبات صغيرة باهتة الصباغة .

الفصل الحادى عشر

الجسم المركزى THE CELL CENTRE

الجسم المركزى أو مركز الانقسام هو أحد العضيات السيتوبلازمية . ويوجد فى الغالبية العظمى من الخلايا الحيوانية وفى بعض النباتات البدائية ، ويلعب دورا هاما فى عملية انقسام الخلية .

موقعه فى الخلية (LOCALIZATION) :

يوجد الجسم المركزى فى الخلية البينية قريبا من النواة فى مواجهة الجزء الأكثر اتساعا من السيتوبلازم ، وأحيانا يشغل المركز الهندسى للخلية كما هو الحال فى الخلايا الدموية البيضاء الكبيرة (الخلايا البيضاء التى تحتوى على نواة كٌلوية الشكل أو شبيهة بحدوة الحصان) ، أو عندما تكون النواة صغيرة أو زحزحت عن موقها الأصلى . والقاعدة العامة أن الجسم المركزى له موقع ثابت لكل نوع من أنواع الخلايا .

التركـــيب (Structure) :

يظهر الجسم المركزى فى التحضيرات الميكروسكوبية المثبتة المصبوغة على هيئة حبيبة أو حبيبيتين (**جسم ثنائى** diplosome) ويسمى عادة الحبيبة المركزية او **السنتريول** (centriole) .

ولا تشاهد الحبيبات المركزية عادة فى الخلايا الحية بواسطة الميكروسكوب الضوئى وان كان كليڤلاند (Cleveland) قد تمكن فى عام ١٩٥٣ من مشاهدتها فى الخلايا الحية ، وقام بمتابعتها فى الخلايا الليفية أثناء انقسامها غير المباشر واتجاهها نحو القطبين المتقابلين فى الخلية . بالاضافة إلى ذلك ، فإن الوضع الثابت للحبيبات المركزية وخصائصها العامة ، وسلوكها أثناء الانقسام وقابليتها للصباغة بالصفات الحمضية ، وميلها لصبغ الهيماتوكسلين الحديدى . كل ذلك لا يترك مجالا للشك فى أنها جسيمات حقيقية فى الستوبلازم ، وإن كان يبدو أنها تنشأ من جديد فى بعض أنواع الخلايا .

وفيما يتعلق بالمناطق التى تحيط بالسنتريول ، فقد شوهد فى الخلايا المثبتة المصبوغة منطقة رائقة تحيط بالسنتريول وتسمى **المركز الدقيق** (microcentrum) أو الجسم المركزى (centrosome) ، تليها منطقة كثيفة تسمى **الكرة المركزية** (centrosphere or archoplasm) . ومن هذه المنطقة تنشأ الأشعة النجمية أو **الكرة النجمية** (astrosphere) بصورة متشععة . وعلى سطح هذه المنطقة يوجد جهاز جولجى خاصة فى الخلايا الجرثومية .

وتنفصل الجيبتان المركزيتان عن بعضهما أثناء المرحلة التمهيدية للانقسام غير المباشر وتتجه كل منهما الى أحد قطبى الخلية ، ويبدو المركز الدقيق عندئذ على هيئة جسم مستطيل أو قنطرة صغيرة تسمى **الوصلة المركزية** (centrodesmosis) وهى التى يتنشأ منها مغزل الانقسام غير المباشر .

التركيب الدقيق للحبيبة المركزية
Ultrastructure of the centriole

تظهر الحبيبة المركزية فى الصورة المأخوذة من الميكروسكوب الالكترونى على هيئة جسم اسطوانى صغير قطره حوالى ١٥ر٠ من الميكرون وطوله حوالى ٣ر٠ إلى ٥ر٠ من الميكرون ، وداخله منخفض الكثافة ولكن جدار الأسطوانة أكثف ويحتوى على تسع مجموعات من العصى أو الأنيبيبات التى يتراوح قطرها من ١٥٠-٢٠٠ أنجستروم ويكون مائلا نحو المحور . وهذه الأسطوانة خاوية من الداخل فلا توجد بداخلها أية جسيمات أو انيبيبات ، وعلى ذلك يشار إلى هذا النموذج المتمثل فى السنتريول " ٩+٠ " كما هو موضح فى الاشكال .

وقدلاحظ بعض البحاث وجود جسيمات معينة بجانب السنتريول تعرف **بالتوابع** (satellites) ، وتكون على هيئة أجسام كثيفة يبلغ كل منها حوالى ٧٠٠ أنجستروم وغالبا ما تكون حول الحبيبة المركزية وأحيانا توجد متصلة بجدارها .

وقد وصف باحثون آخرون أجساما أخرى يمكن اعتبارها حبيبات مركزية بنوية daughter centrioles يبدو أنها تنشأ من الحبيبة المركزية الأم . ويمكن ربط ذلك بعملية تضاعف الحبيبة المركزية وكذلك بما هو معروف من أن الحبيبتين المركزيتين فى حالة وجودهما بصورة مزدوجة تكونان متعامدتين على بعضهما . كذلك يرى البعض أن التراكيب الموجودة



(شكل ٧٢)

التركيب الدقيق (بالميكروسكوب الالكترونى) يوضح الحبيبة المركزية (السنتريون "Cc") وأحد الكروموسومات(Chr)

حول الجبيبة المركزية ليست دائمة ، ولكنها تظهر بصورة مرحلية ترتبط بدورة نشاط الحبيبة المركزية .

على أنه يلاحظ أنه حتى الآن لم يثبت الميكروسكوب الالكترونى وجود الجسم المركزى (المركز الدقيق) والوصلة المركزية ، ولذلك فإنه من الصعب تأكيد أو نفى وجود هذه الأجزاء او عدم وجودها .

الحبيبات المركزية والأهداب والأسواط : Centrioles, cilia and flagella

أوضحت الدراسات التى أجريت بالميكروسكوب الالكترونى أن التركيب الدقيق لكل من الحبيبات القاعدية للأهداب والأسواط والحبيبات المركزية القريبة فى الطلائع المنوية شبيه بما سبق وصفه فى الحبيبة المركزيية فى الخلية العادية(تتكون كل حبيبة قاعدية بنفس الطريقة ٩ + ٠ وهو نفس نموذج الحبيبة المركزية). وقد تم تتبع عملية تكوين الأهداب فى بعض الخلايا أثناء نموها وقد وجد أن أزواج الخيوط (أو الأنيبيبات) التى تكون التركيب النموذجى للأهداب وذيول الحيوانات المنوية تنشأ باتصال مباشر مع الأنيبيبات الموجودة فى إحدى الحبيبتين المركزيتين بينما تبقى الحبيبة المركزية الأخرى فى حالة غير نشطة . بالإضافة إلى ذلك ، فقد وجد أن العقلة الخارجية فى الخلايا المخروطية والقضيبية فى شبكة العين إنما تنشأ من هدب ابتدائى وأنها أيضا ترتبط بنشاط الحبيبة المركزية .

الأهداب والأسواط (Cilia and flagella)

تشبه الأهداب والأسواط فى تركيبها الدقيق الحبيبة المركزية فى أنها تتكون أيضا من تسع مجموعات من الأنيبيبات منتظمة على هيئة أسطوانة قطرها ١٥ر- ٢ر ميكرون . ولكنهما يختلفان عنها فى النواحى الاتية :

أ - يحتوى كل منهما على زوج إضافى من الأنيبيبات فى المركز الداخلى للاسطوانة وعلى ذلك يكون النموذج الخاص بها " ٩+٢ " بدلا من " ٩+٠ " التى توجد فى الحبيبة المركزية .

ب - والمجموعات السطحية فى الأهداب والأسواط تكون " ثنائية " فيتكون كل منها من انيبيبتين ، بينما الحبيبة المركزية ثلاثية الأنيبيبات (قارن الاشكال ٥٣ - ٥٥ بالاشكال ٥٧ - ٦٠) .

جـ - تحاط كل من الأهداب والأسواط بغشاء هو امتداد للغشاء البلازمى ، بينما توجد الحبيبة المركزية فى السيتوبلازم ولا يوجد غشاء حولها .

وما هو جديد بالإشارة انه عند انتزاع الاهداب والأسواط وعزلها عن الخلايا يمكنها أن تستمر فى الاهتزاز إذا كان الوسط الموجودة به محتويا على الأدينوزين ثلاثى الفسفات (ATP) . ومن ذلك يتضح أن ATP يمدها بالطاقة التى تستخدمها فى الحركة . ويعنى ذلك أيضا أن الأهداب والأسـواط ليست جسيمات سلبية تتحرك فقط عـن طـريق بقيـة الخلية ، ولكنها ذاتية الحركة .

الحبيبات المركزية وجهاز الانقسام غير المباشر :

Centrioles and mitotic apparatus

سبقت الإشارة إلى أن الحبيبة المركزية تلعب دورا هاما فى عملية انقسام الخلية ، وذلك لأن تكو ن جهاز الانقسام غير المباشر (mitotic apparatus) يرتبط ارتباطـا وثيقـا بنشـاط

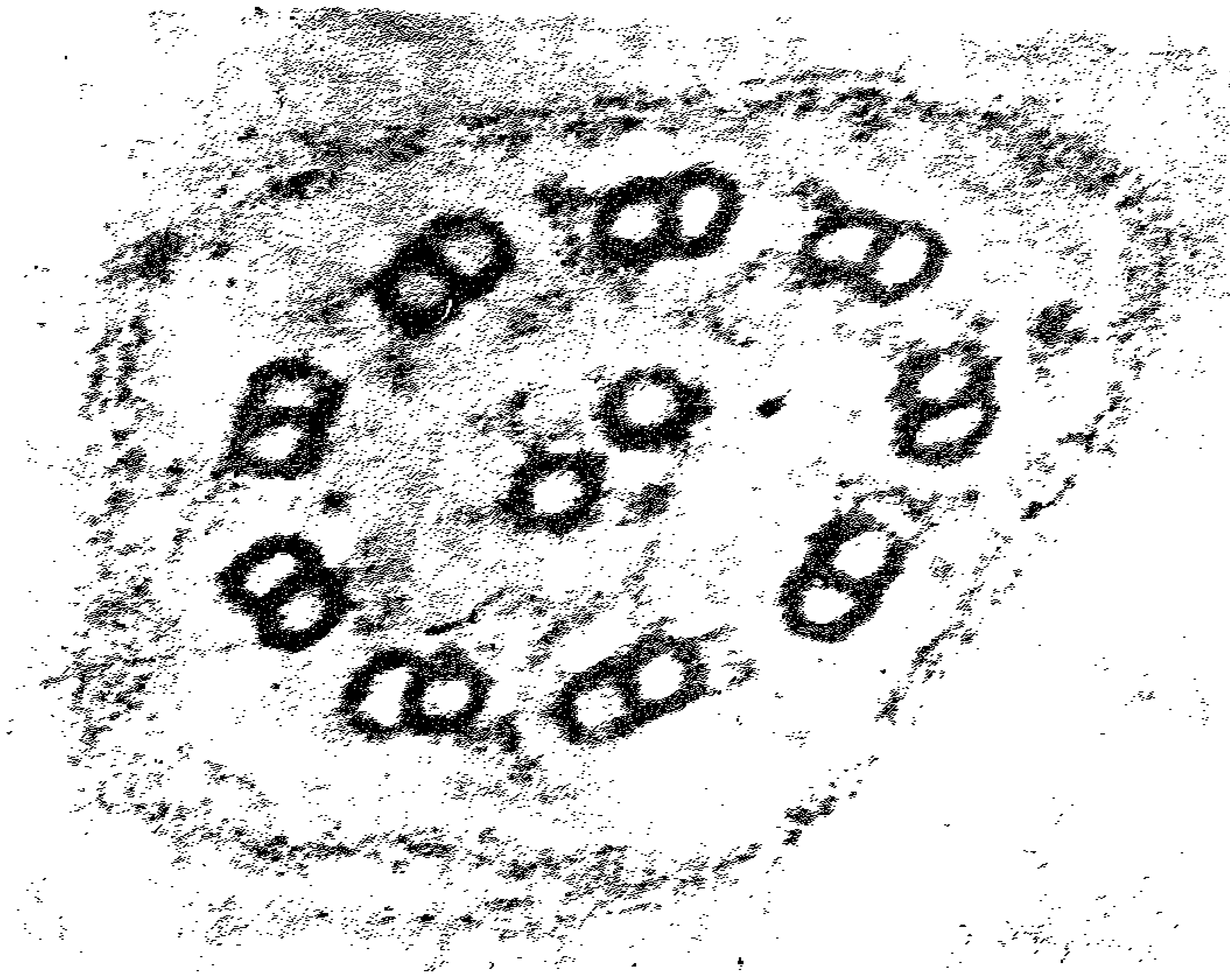


(شكل ٧٣)
صورة بالميكروسكوب الالكترونى توضح التركيب الداخلى للأهداب فى خلية طلائية

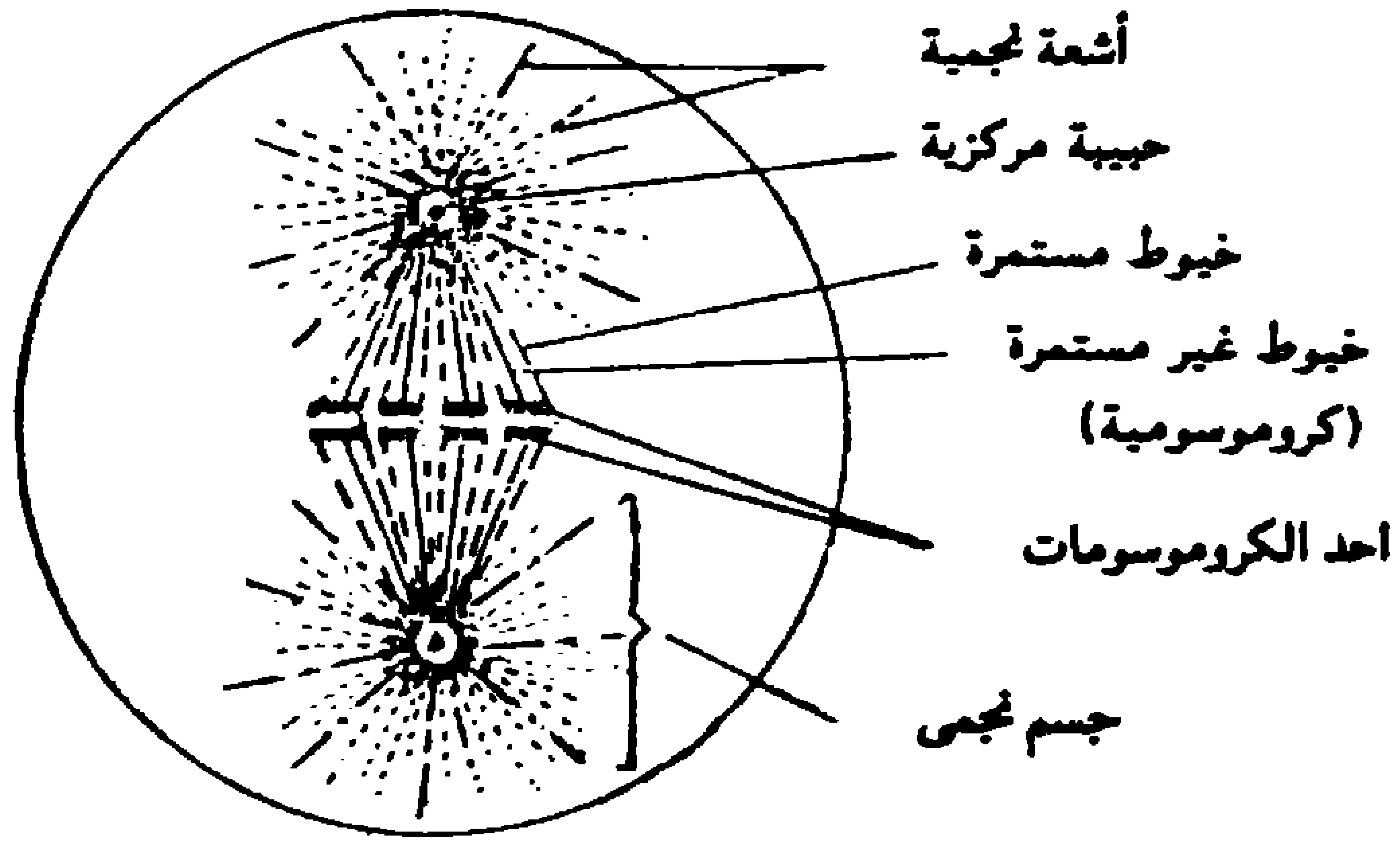
الحبيبة المركزية اثناء عملية الانقسام . ويطلق اسم هذا الجهازعلى الأشعة النجمية والمغزل التى تشاهد وتوصف فى الخلايا المنقسمة بواسطة الميكروسكوب الضوئى .

ويسبق انقسام النواة ، انقسام الحبيبة المركزية الى حبيبتين ، ويلى ذلك انقسام الجسم المركزى بأكمله . وينفصل الجسمان المركزيان عن بعضهما ويتحركان بعيدا عن بعضهما حتى يقع كل منهما عند أحد قطبى الخلية المتقابلين . ويبدأ السيتوبلازم المحيط بكل منهما فى التشعع على هيئة خيوط دقيقة غير قابلة للصباغة وتسمى **بالأشعة النجمية** (astral rays) وتمتد تلك الخيوط أيضا بين الجسمين المركزيين مكونة **المغزل** (spindle) ويطلق على الأشعة النجمية والمغزل **النجم المزدوج** (amphiaster) .

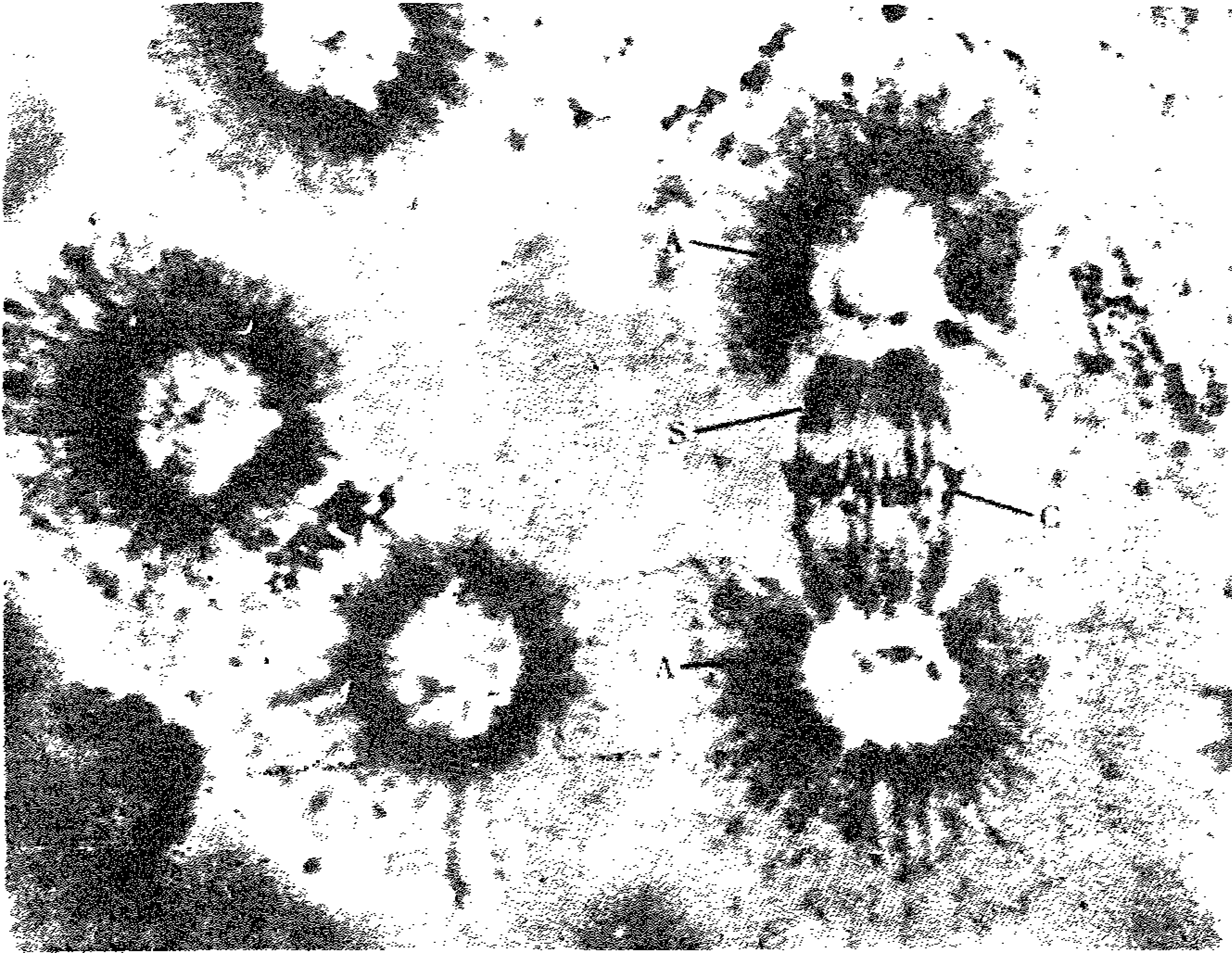
وتظهر الخيوط المغزلية فى التحضيرات المثبتة المصبوغة متكونة من خيوط متصلة تمتد من أحد قطبى الخلية إلى القطب الآخر ، وخيوط كروموسومية أو نصف مغزلية (chromosomal or half spindle fibres) وهى خيوط قصيرة يربط كل منها نصف



(شكل ٧٣)
تركيب احد الأسواط بالميكروسكوب الإلكترونى



(شكل ٧٤)
جهاز الانقسام الميتوزى فى المرحلة الاستوائية



(S) المغزل (A) الجسم النجمى (C) كروموسوم

(شكل ٧٥)
صورة بميكروسكوب التضاد (التباين) لجهاز الانقسام الميتوزى فى بويضة احد الحيوانات
(S) المغزل (A) الجسم النجمى (D) كروموسوم

كروموسوم معين بأحد قطبى الخلية . ومعنى ذلك أن عددها مساو لعدد الكروموسومات فى الخلية . ويرى البعض وجود **روابط بين المنطقتين** (interzonal connections) تمتد بين مجموعتى الكروموسومات المتقابلتين فى المرحلة الانفصالية .



(شكل ٧٦)
صورة بالميكروسكوب الاليكترونى لخلية من أمهات المنى فى خصية أحد الذكور الدجاج

وكان الاعتقاد السائد أن الخيوط المغزلية لا ترى فى الخلايا الحية إلا إذا أضيف حامض معين للوسط الموجود به تلك الخيوط غي أن شيرر (Scharrer) أعلن عام ١٩٤٤ أن هذه التراكيب أجسام حية وأنه تمكن من مشاهدتها فى بعض أنواع الخلايا فى السوس والسوطيات . بالإضافة إلى ذلك فإن الدراسات التى أجريت بواسطة الاستقطاب الضوئى ومكروسكوب التباين والمكروسكوب الالكترونى قد اثبتت حقيقة وجود الخيوط المغزلية والأشعة النجمية .

ويمكن بواسطة إبرة التشريح الدقيق أو القوة الطاردة المركزية تحريك الغزل كما يمكن أن يتحرك الجهاز النجمى خلال السيتوبلازم وتنثنى خيوطه أو تلتوى بواسطة هذه الإبرة .

الفصل الثانى عشر

التراكيب الليبفية FIBRILAR STRUCTURES

يحدث اثناء الفترة المبكرة للنمو أثناء تميز الخلايا أن يتشكل جزء من سيتوبلازم بعض الخلايا التى لها وظائف خاصة بطرق متعددة مكونا تراكيب ليبفية مثل الليبفات العصبية والليبفات العضلية .

الليبفات العصبية Neurofibrils

توجد الليبفات العصبية فى الخلايا العصبية فقط ، وهى تظهر على شكل خيوط دقيقة فى السيتوبلازم تمتد فى جميع الاتجاهات وكذلك فى المحور والشجيرات . وقد أمكن فى العينات المثبتة اظهار الليبفات العصبية وفق طرق معينة مثل طريقة كاهال Cajal وطريقة وللس Willis باستخدام نيترات الفضة .



(شكل ٧٧ ، ٧٨)
الليبفات العصبية فى إحدى الخلايا العصبية فى الكتكوت

وقد كان الوجود الحقيقى لهذه الليبفات محل جدل منذ أن اكتشفها ريماك Remak (١٨٤٣) ، حيث أن كثيرا من الباحثين لم يتمكنوا من مشاهدتها فى الخلايا الحية ومن ثم اعتبروا ظهورها فى التحضيرات مجرد شئ غير حقيقى ناتج عن تأثير الكيماويات المستعملة

فى التحضير . على أن كثيرا من الباحثين استطاعوا مشاهدتها فى الخلايا العصبية للفقاريات واللافقاريات خاصة باستخدام ميكروسكوب التباين الضوئى . وبالاضافة إلى ذلك فإنه عند فحص السنوبلازم الحى فى محاور الألياف العصبية العملاقة بمجهر التباين الضوئى لوحظ وجود مادة مرتبة على هيئة تكوينات دقيقة موازية للمحور . وقد أمكن فيما بعد فصل مكونات المحور عن الغلالة الميلينية وفحصها بالمجهر الالكترونى .



(شكل ٧٩)
الليفات العصبية فى خلية عصبية فى الحبل الشوكى لأحد الفقاريات

التركيب باستخدام المجهر الالكترونى Ultrastructure :

تبدو الليبفات العصبية للخلايا العصبية فى العقد الشوكية للفأر الأبيض كخيوط تكون شكلا شبكيا . وقد أوضح الفحص بالمجهر الإلكترونى لسنيوبلازم المحاور العصبية المفصولة وجود مادة ليبفية تتكون من الليبفات ذات أطوال غير محددة وأسطح ناعمة وذات اقطار يتراوح بين ١٠ - ٤٠ ميكرون . كما أوضحت الدراسات التى أجريت على محاور الألياف العصبية الكيراليلينية للفص العصبى للغدة النخامية وجود خيوط دقيقة (أقطارها ١٠٠ أنجسترون أو أقل) وأخرى سمكية (أقطارها من ٢٠٠ - ٣٠٠ أنجسترون) . وطول هذه الخيوط غير محدد وهى تناظر تلك التى سبق وصفها فى ستوبلازم المحاور المفصولة عن الغلالـــة الميلينيـــة ، وتسمى هذه الخيـــوط " **الليبفـــات العصبـــية الأولية** Primary neurofibrils ولهذه الخيوط مظهر أنبوبى محدد ذو جوانب تتميز بكثافتها العالية كما تظهر فى صور المجهر الالكترونى . وعلى ذلك فهناك طرازان من خيوط سيتوبلازم محاور الخلايا العصبية ، وهى **الخيوط العصبية** neurofilaments ومن ثم فإنه يمكن القول أن الخيوط العصبية والليبفات العصبية الأولية تناظر ما سمى باسم **الليبفات العصبية** neurofibrils التى تظهر فى التحضيرات الهستولوجية والخلوية العادية .

المراحل التكوينية لليبفات العصبية Development :

أوضح المؤلفون أن الليبفات العصبية فى الخلايا العصبية للحبل الشوكى والعقد العصبية للأطوار الجنينية المبكرة تظهر كخيوط دقيقة متداخلة فقط فى منطقة التل المحورى axon hillock ، على أن هذه الليبفات تكون أوضح فى المراحل الجنينية المتأخرة ، كما تبدأ فى الإمتداد حول النواة فى عدد محدود من الخلايا العصبية إلا أنه فى معظم الخلايا يتحدد وجود الليبفات فى منطقة التل المحورى فقط ، كما تبدو هذه الليبفات ممتدة على هيئة حزمة داخل سيتوبلازم محاور الخلايا العصبية .

وفى مراحل التكوين المتقدمة تزداد كمية الليبفات العصبية وتحيط بالنواة وتبدو متداخلة فى منطقة السيتوبلازم كما أنها تكون حزما تمتد داخل التفرعات الشجيرية .

وفى الحيوانات المسنة ، تتقطع الليبفات العصبية فى الاتجاه العرضى الى خيوط قصيرة مما أدى إلى التباس الامـــر أمام بعـــض الباحثين الذين اعتبروهـــا أجسام سبحيـــة " ميتوكوندريا " .

أهمية الليفات العصبية Significance of neurofibrils :

لا يزال الدور الوظيفى لليفات العصبية محل جدل ذلك أنه بينما يرى بعض الباحثين فى مجال الجهاز العصبى أن لها دورا فى التوصيل العصبى نجد البعض الاخر ينكرون تماما هذا الدور ويقولون بأن التوصيل العصبى يحدث على السطح الغشائى لمحاور الخلايا العصبية . وقد دلت بعض الدراسات على أن مادة الليفات العصبية حساسة جدا حيث أن قطع المحاور يؤدى إلى تحطمها قبل أن يتأثر التوصيل العصبى .

كذلك يعتقد بعض الباحثين بأن الليفات العصبية لها دور فى النشاط الغذائى للمحور . وعلى ذلك فإنه لها دخلا فى عمليات تخليق ومرور بعض المواد الهامة للمحور . وهناك من الدلائل ما يشير إلى أن سيتوبلازم المحور يتم تكوينه باستمرار فى سيتوبلازم الخلية العصبية .

وبالإضافة الى ذلك فإن بعض المشتغلين بعلم الخلية يعتقدون بأن هذه الليفات أو الأنيبيات قد تلعب دورا هاما فى حمل بعض الأنظمة الإنزيمية أو المركبات الأخرى اللازمة للنشاط الوظيفى للنهايات العصبية والمتعلق بانتقال السيال العصبى .

التغيرات المرضية فى الليفات العصبية Pathological alterations :

تعطى الليفات العصبية دلالة على مدى النشاط الخلوى حيث يعتقد أن مقدار سمكها يختلف فى الحالات الفسيولوجية المختلفة . كما أن الليفات العصبية تستجيب بطرق متعددة لتأثير المواد الكيماوية المختلفة . فقد وجد مثلا أن الليفات العصبية فى خلايا النخاع المستطيل للفأر تتفتت وتختفى من أجسام الخلايا تحت تأثير بعض المبيدات الحشرية ولا يبقى منها سوى تلك الممتدة فى المحاور . وعلى العكس من ذلك فإن الليفات العصبية كخلايا بركنجه لا تتأثر بدرجة ملحوظة بهذه المواد .

الليفـات العضلية Myofibrils

يتميز ستوبلازم الالياف العضلية بدرجة متميزة حيث يتحور معظمه لتكوين طراز خاص من الليفات يعرف باسم " **الليفات العضلية** myofibrils " وهى تميز بقدرتها الفائقة على الانقباض .

التركيب : structure

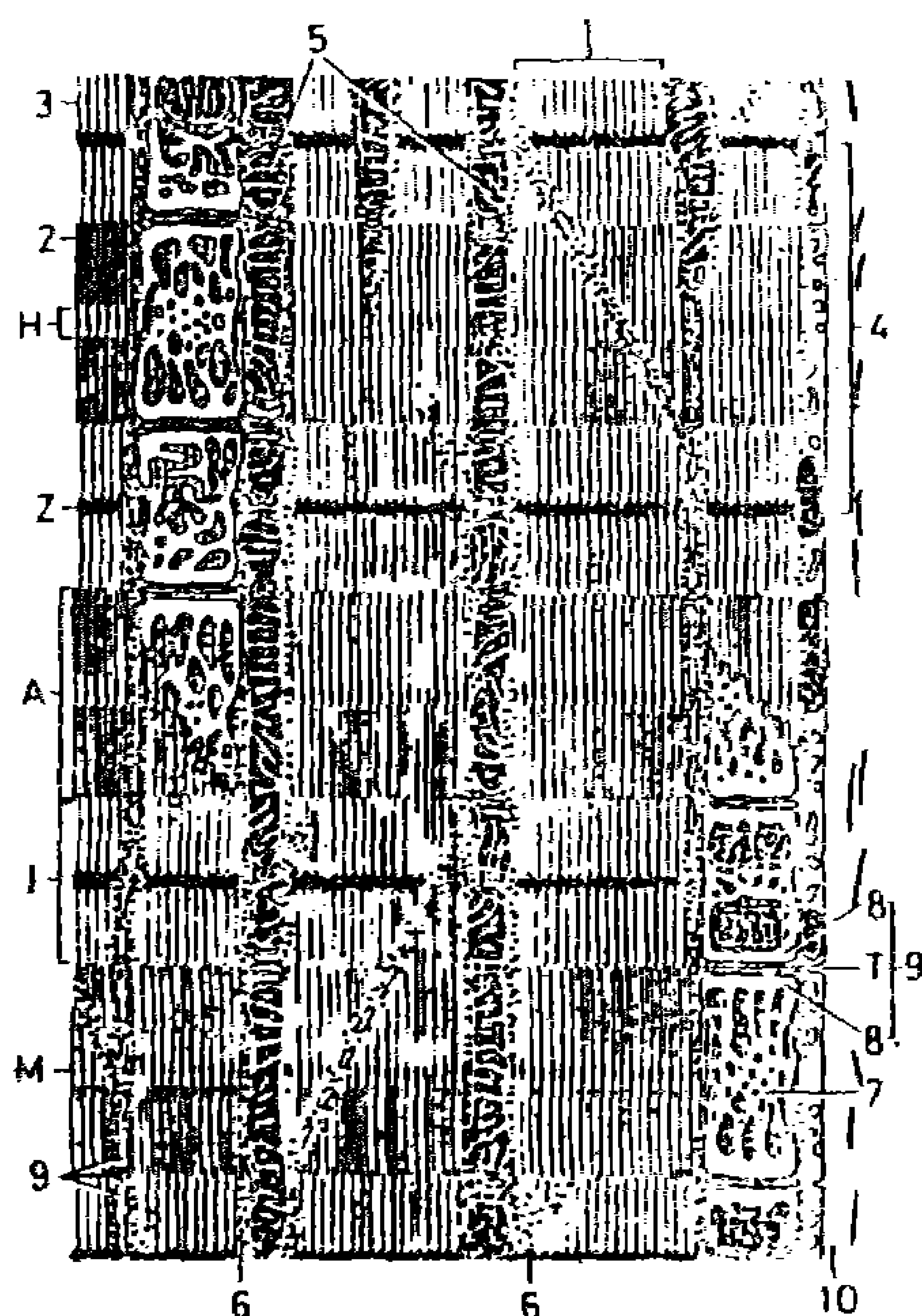
تبدو الليفات العضلية متجانسة فى العضلات الملساء (اللاإرادية) ، **أما فى** العضلات الهيكلية (اللاإرادية) ، والقلبية فهى تظهر مخططة لوجود مناطق **داكنة** dark bands متبادلة مع أخرى **مضيئة** light bands . وفى هذه الخلايا يبقى جزء صغير من السيتوبلازم على حالته الجنينية ويسمى **الساركوبلازم** sarcoplasm وهو يقع بين الليفات العضلية خاصة فى المنطقة المحيطة بالنواة .

وتتكون العضلات الهيكلية من حزم من ألياف اسطوانية الشكل متعددة الأنوية يصل قطرها حوالى ١٠ - ١٠٠ ميكرون ، بينما تمتد فى الطول لعدة ملليمترات أو حتى بضع سنتيمترات . ويسمى غشاء الليفة العضلية ، **الغشاء العضلى** ، sarcolemma وهو يمثل الغشاء الخلوى إلا أنه مهيأ كهربيا للإستجابة للسيالات العصبية بصورة معينة ومن ثم تستجيب الليفة العضلية كلها .

وتكون الليفات العضلية الأداة الإنقباضية لليفة العضلية ، وتمتد كل لييفة على هيئة خيط رفيع يصل قطره إلى حوالى واحد ميكرون وهى تبدو تحت المجهر الضوئى مخططة عرضيا مما يعطى الشكل المميز لليفة العضلية كلها .

وتتكون الليفة العضلية من وحدات انقباضية تكرارية تسمى **القطع العضلية** sarcomeres يحد كل منها خط أو شريط داكن يسمى **خط زد** (Z) أو الحاجز البعيد telophragm ، بمعنى أنه يمكن القول بأن القطعة العضلية هى المنطقة من اللييفة العضلية الواقعة بين خطى زد متتاليين . ويلاحظ أن خط زد يقع فى منتصف منطقة باهتة (أو مضيئة) يطلق عليها النطاق **أو المنطقة** I . أما النطاق الآخر - وهو يقع فى المنطقة الوسطى من القطعة العضلية فهو أكثر دكنة من النطاق الأول ويسمى النطاق أو **المنطقة** A . وفى ظروف فسيولوجية خاصة تظهر عند منتصف هذا النطاق منطقة أقل دكنة تسمى قرص

هانسن أو قرص هـ (H) .وهو يقسم النطاق الى قسمين . وفى العضلة المنبسطة يبلغ طول المنطقة حوالى ٥ر١ ميكرون بينما يبلغ طول المنطقة حوالى ٨ر٠ ميكرون . ويمكن بسهولة ، باستخدام الميكروسكوب الضوئى ، تمييز مناطق الخيوط الرفيعة (نطاق I) من مناطق الخيوط السميكة (نطاق A) .





(I) منطقة "I"

(H) قرص "H"

(A) منطقة "A"

(Z) خـــط "Z"

(شكل ٨١)
التركيب الدقيق لخلية عضلية
١- لييفات عضلية
٢- خيوط " ميوسين " مكونة منطقة "A"
٣- خيوط " اكتين " مكونة منطقة "I"

(شكل ٨٠)
صورة بالميكروسكوب الالكترونى
لعضلة مخططة فى الأرنب .

التركيب الدقيق لليبفات العضلية Ultrastructure of myofibrils :

توضح صور المجهر الإلكترونى أن الليبفات العضلية تتكون من تراكيب دقيقة منتظمة الترتيب تسمى " **الخييطات العضلية** myofibrils " . وهناك نوعان من الخييطات العضلية فى الفقاريات والحشرات : أحدهما يصل قطره إلى حوالى ١٠٠ أنجستروم وطوله الى حوالى ١٫٥ ميكرون أما الطراز الثانى فيصل قطره إلى ٦٠ أنجستروم وطوله الى حوالى ٢ ميكرون .

وفى حالة الاسترخاء ، نجد أن النطاق I يتكون من خييطات رفيعة بينما تتكون المنطقة H من خييطات سميكة ، وأن النطاق A يتكون من كلا النوعين من الخييطات . ويمكن ملاحظة النمط المنتظم لترتيب هذه الخييبطات فى قطاع عرضى فى النطاق A . ففى عضلات الفقاريات ، نجد أن كل خيط سميك يحيط به ستة من الخييطات الرفيعة يقع كل منها فى وسط ثلاثة من الخييطات السميكة . ويلاحظ أن الخييطات الرفيعة لقطعة عضلية تمر عبر الخط Z إلى القطعة العضلية التالية .

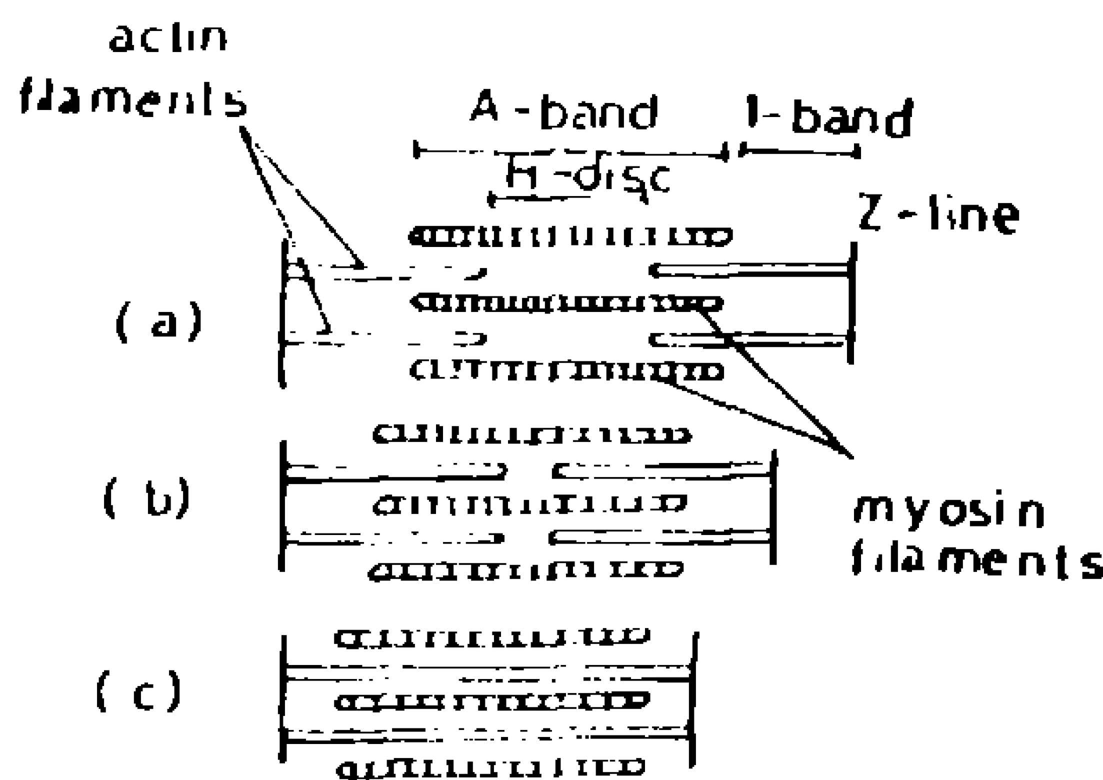
ويتصل نوعا الخييطات (السميكة والرفيعة) معا بنظام معين من الوصلات العرضية التى تلعب دورا هاما فى الإنقباض العضلى . ويتصل كل خييط سميك بالخييطات الستة الرفيعة المحيطة به كل مسافة ٤٠٠ أنجستروم فى نظام أهليلجى (حلزونى) له أهمية خاصة فى عملية الإنقباض والإنبساط .



(شكل ٨٢)
صورة بالميكروسكوب الإلكترونى لليبفات العضلية

ميكانيكية الانقباض العضلى على أساس فعاليات الخييطات العضلية :
Macromolecular mechanism of contraction

لقد أوضحت الدراسات المجهرية أن الإنقباض العضلى يحدث على مستوى الخييطات العضلية . ويمكن دراسة هذه التغيرات فى الحالة الحية باستخدام ميكروسكوب التباين الضوئى . ويلاحظ أنه بينما تبقى المنطقة ثابتة الطول على مدى امتداد العضلة ، نجد أن المنطقة تتغير عند الإنقباض . وفى نفس الوقت نجد أن طول المنطقة I يتغير مع الإنقباض بحيث نجد أن المسافة بين نهاية المناطقة H لقطعة عضلية وبداية منطقة H لقطعة أخرى تظل ثابتة . وقد أدت هذه المشاهدات إلى استنباط ما يسمى بنظرية انزلاق الخيوط Gliding mechanism theory . وعلى أساس هذا الإفتراض فإن كلا النوعين من الخييبطات العضلية لا يحدث تغير فى أطوالهما ولكن الذى يحدث هو إنزلاق لهذه الخييطات . وبعبارة أخرى فإن العضلة تنقبض بانزلاق الخييطات الرفيعة (الأكتين) بين الخييطات السميكة (الميوسين) وعندما يكون الإنقباض قويا بدرجة كافية فإن الخييطات الرفيعة يتقابلان معا . وقد تظهر أيضا مناطق داكنة نتيجة تراكب الخييطات فى هذه الحالة (انقلاب الخيوط ovrlaping of filaments) .



(شكل ٨٣)

تداخل مناطق الاكتين والميوسين

التركيب البروتينى لليفات العضلية Structural proteins of the myofibrils :

دلت الدراسات الحديثة على أن التراكيب الانقباضية لليفات العضلية تتكون تقريبامن بروتينات فقط . ويقدر أن ٩٠٪ من البروتينات عبارة عن ميوسين myosin (بروتين ليفى

Fibrous protein) واكتين (بروتين كرى Globular protein) . ويمكن فصل كل منهما وتنقيته بوسائل خاصة . ويكون الميوسين حوالـــى نصف البروتيــن الكلى ، ويمكن استخلاصه من الليفـــات العضلية بمحاليـــل ملحية خاصـــة . وبذلك يبقى لدينا الأكتين كما هو .

ومن المعروف أن للميوسيـن القدرة علـــى تفكـــيك مـادة الأوينوزين ثلاثى الفوسفات ATP ، وأن الاكتين يرتبط بمادة الأدينونين ثلاثى الفوسفات هذه أو مشتقاتها .

وقد لوحظ أنه عند وضع هاتين المادتين البروتينتين معا فى أنبوبة اختبار فانهما يكونا مركب يسمى " اكتوميسين actomysin " له القدرة على الإنقباض فى وجود مادة أدينوزين ثلاثى الفوسفات . وتوضح هذه التجربة أن التفاعل بين الميوسين والأكتين ضرورى لحدوث الإنقباض . وقد وجد أن الخيوط السميكة (١٠٠ أنجستروم) تتكون من الميوسين بينما تتكون الخيوط الرفيعة (٦٠ انجستروم) تتكون من اكتين (يتصل به طراز آخر من البروتين يسمى تروبوميوسين tropomyosin) ، كما وجد أن التفاعل الذى يشاهد بين الميوسين والأكتين فى أنبوبة الإختبار يحدث فى الطبيعة بين خيوط الميوسين (السميكة) وخيوط الأكتين (الرفيعة) ، ويمكن القول أن التفاعل بين مجموعتى الخيوط هو المسئول عن عملية الإنقباض بصورة أساسية .

ويعتقد أن هذا التفاعل يحدث عن طريق وصلات عرضية يمثل كل منها جزيئا واحدا من اليومسين ، ويمكن لهذه الوصلات أن تتحرك لتمسك بأماكن محددة على جزئ الأكتين .

وبهذه الطريقة فإن قوة دفع لمسافة ١٠٠ أنجستروم تتولد قبل أن ترجع الوصلات إلى مكانها الأصلى ويلاحظ تحرر مجموعة فوسفات مع كل دورة .

ومن الواضح أن العضلات تعطينا نموذجا طيبا لتكامل التركيب مع الوظيفة وارتباطهما معا فى النواحى البيولوجية .

الشبكة الاندوبلازمية العضلية Sarcoplasmic reticulum :

تمتد الشبكة الاندوبلازمية العضلية فى الستوبلازم العضلى المسمى ساركوبلازم ، ولا توجد على هذه الشبكة الغشائية أية ريبوسومات ومن ثم تعتبر شبكة اندوبلازمية ناعمة أو ملساء، ويحتوى الســيتوبلازم العضـــلى أيضـــا على ميتوكوندريـــا وجهاز جولجى

وقليل من الريبوســـومات الحـــرة ، كـــما يحتــوى على حبيبـــات جليكوجين تعتبر مخزنا للطاقة .

وتتميز الشبكة الاندوبلازمية العضلية إلى انيبيبات طولية متوازية فى المنطقة . وعندما تلتقى معا فى المنطقة تكون أكياس يطلق عليها " الأكياس الانتهائية " كما أنها تلتقى معا فى تركيب متشابك عند الخط . ويلاحظ امتداد أنيبيبات عرضية مستقلة عند الخط Z ، وهذه الأنيبيبات العرضية على اتصال بغشاء الليفة العضلية ، بحيث يمكن اعتبار تجويف الأنيبيبة العرضية حيزا خارج خلوى .

وعندما يستثار عصب العضلة ، تنتشر موجة عدم استقطاب عبر غشاء الليفة العضلية ومنه إلى غشاء الأنيبيبات العرضية وبالتالى تمتد الموجة إلى أعماق الخلية العضلية ويؤثر ذلك على الأكياس الإنتهائية المجاورة للانيبيات العرضيه مما يخلق موجة عدم استقطاب على سطح الشبكة الاندوبلازمية كلها ، وينطلق الكالسيوم تبعا لذلك من على هذه الشبكة إلى السيتوبلازم العضلى ليتعلق بمادة التروبونين مما يهيئ للخطوات التالية فى عملية الإنقباض العضلى .

وظيفة الشبكة الاندوبلازمية العضلية :

The role of the sarcoplasmic reticulum

تقوم الشبكة الإندوبلازمية العضلية بنقل السيالات الحسية المحفزة داخل الخلايا العضلية . وقد أشار البعض إلى أن أغشية الشبكة الإندوبلازمية العضلية تعمل على إيجاد وسطين مختلفين داخل الخلية وأن هذا الغشاء مستقطب كهربيا مثله فى ذلك مثل الغشاء الخلوى لليفة العضلية وبهذا يكون لأغشية الشبكة الاندوبلازمية العضلية القدرة على نقل السيالات داخل الخلية العضلية بعرض استثارة الوحدات الانقباضية . وقد وجد أيضا أن الشبكة الاندوبلازمية العضلية تحوى العامل الانبساطى الذى يثبت نشاط انزيم ادينوزين ثلاثى فوسفات ATP الواقع فى الليبفات العضلية مما يسبب انبساطها بعد انقباضها . ومما يذكر أن لدى أغشية الشبكة الاندوبلازمية العضلية القدرة على تثبيت أيونات الكالسيوم الضرورية للنشاط العضلى .

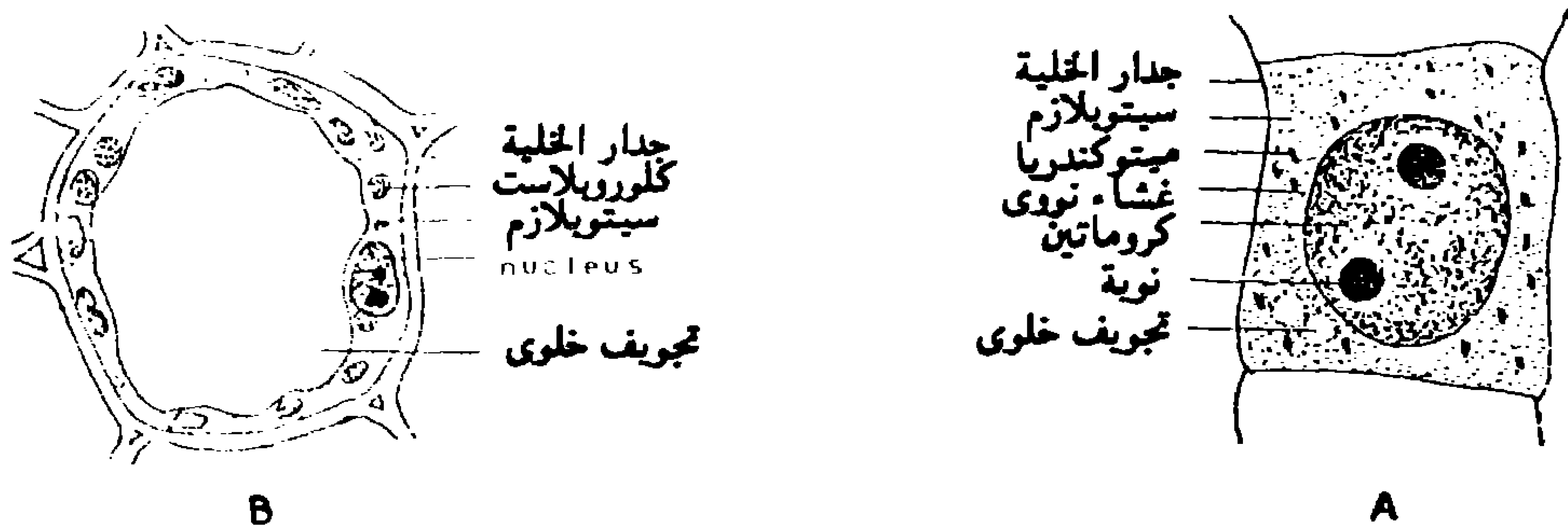
الفصل الثالث عشر

الخلية النباتية THE PLANT CELL

الخلايا سواء كانت نباتية أو حيوانية ، أو كائنات وحيدة الخلية فانها تتميز جميعها ببنية أساسية واحدة . فمثلا البكتريا وبعض الطحالب الخضراء - المزرقة (التى تعتبر حديثا نوعا من أنواع البكتيريا) كان من المعتقد أنها لا تحتوى على أنوية إلا أنه قد وجد أن بها تراكيب مكافئة للنواه وتقوم بكل وظائفها .

وتتلخص الاختلافات الرئيسية بين الخلايا الحيوانية والخلايا النباتية فى أن الخلايا النباتية تحتوى على بلاستيدات PLASTIDS أهمها البلاستيدات الخضراء ، كما أن لها جدار خلوى يغطى غشاء الخلية البلازمى، وبها فجوة عصارية كبيرة أو عدة فجوات داخل السيتوبلازم . كما أنها فى كثير من الأحيان لا تحتوى على الجسم المركزى الذى يتواجد فى الخلايا الحيوانية . وعند تكوين الخلايا البنوية الناتجة عن الانقسام الميتوزى فإن الجدار المتكون بينهما يتكون من الإفرازات الناتجة من جهاز جولجى والتى تترسب داخل السيتوبلازم فاصلة نواتى الخليتين البنويتين عن بعضهما .

وتعتبر البلاستيدات الخضراء من اكثر العضيات الخلوية انتشارا فى الخلايا النباتية ، وتوجد هذه العضيات مدفونة فى سيتوبلازم صاف رائق ، ويظهر على حواف الخلية أو على هيئة أشرطة سيتوبلازمية تمر خلال الفجوة العصارية المركزية للخلية .



(شكل ٨٤)

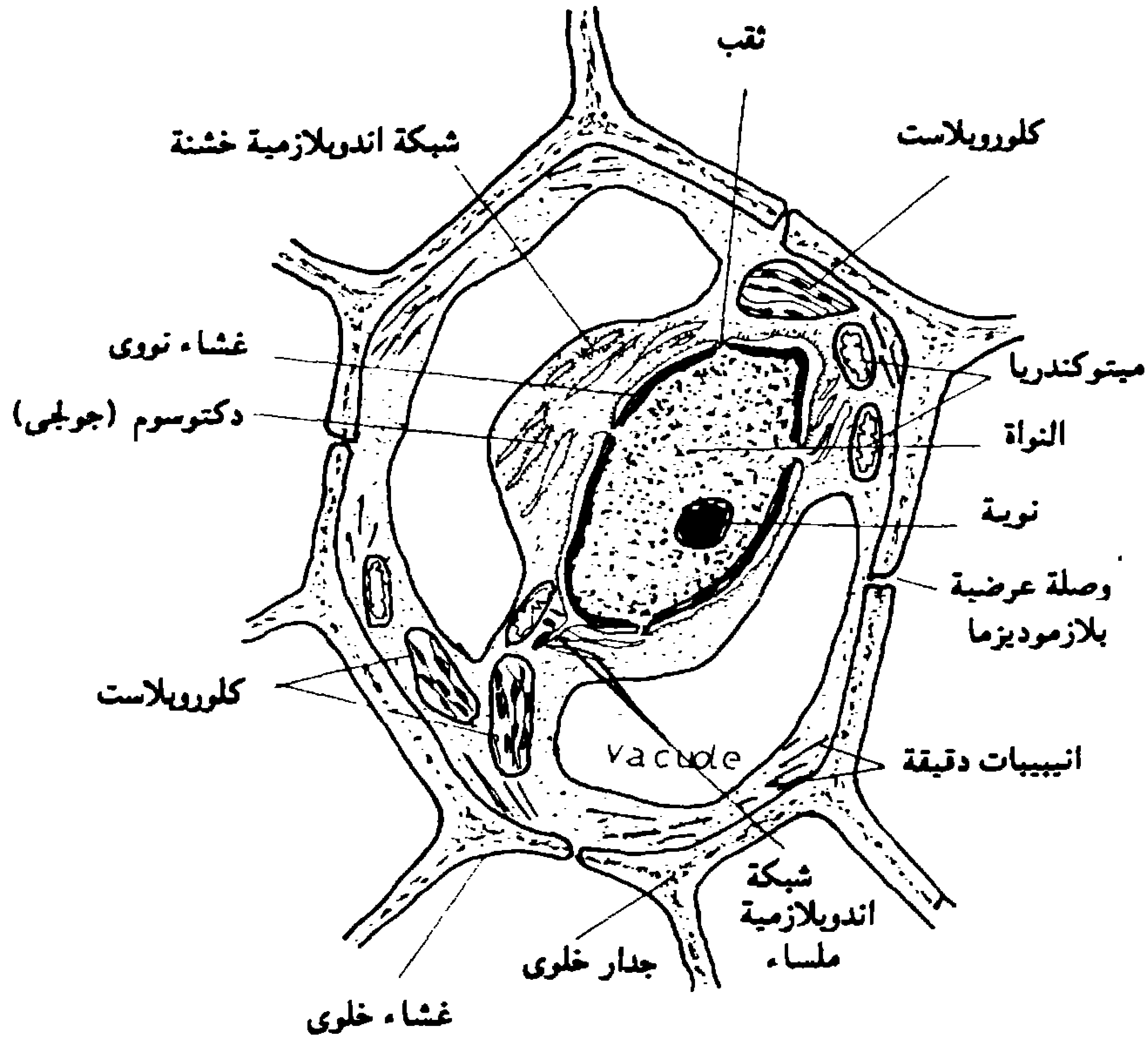
(A) خلية مرستيمية من جذر البصل (B) خلية برنشيمية من ورقة نبات

ويعتبر الماء هو المكون الرئيسى لمحتويات الفجوات العصارية داخل الخلايا النباتية مذابا به الغازات الجوية ، وأملاح ، وسكريات ، وأحماض عضوية ، وبروتينات ذائبة وبعض الحبيبات الصبغية . ويتكون اللون الأحمر فى كثير من الأزهار نتيجة لترسيب صبغيات معينة فى فجوات خلايا بتلات هذه الأزهار . وفى هذه الحالة تكون معظم الصبغيات المألوفة هى **الأنتوسيانين** Anthocyanine وحبيبات الأنتوسيانين هذه هى مصدر اللون الأحمر والأزرق والبنفسجى والتى تظهر فى فصل الخريف فى الأوراق ، والأزهار والفاكهة ، والسيقان النباتية .

وتتميز أسطح التلامس بين سيتوبلازم الخلية والفجوات وبين السيتوبلازم وجدار الخلية ، بوجود أغشية سيتوبلازمية خاصة تقوم بالتحكم فى مرور المواد من وإلى السيتوبلازم . وهذه الأغشية السيتوبلازمية غير منظورة ويصعب رؤيتها بالميكروسكوب الضوئى ، ولكن بسبب نشاطات هذه الأغشية فإنه يمكن تمييزها فى بعض الحالات . ويعرف الغشاء الذى يفصل بين السيتوبلازم والفجوات السيتوبلازمية باسم **التونوبلاست** tonoplast أما ذلك الغشاء الذى يحد السطح الخارجى للسيتوبلازم فيعرف باسم **غشاء الخلية** Plasma Lemma . وعند فحص خلية نباتية حية بالميكروسكوب الضوئى فإن السيتوبلازم يبدو فى حركة دوران مستمرة وسريعة ، وقد تساهد الميتوكوندريا ، أو الكلوروبلاست أو المكونات الخلوية الأخرى تتحرك مع السيتوبلازم . ويوضح الفحص الجيد للخلية النباتية تواجد جزيئات صغيرة كرية الشكل تتحرك حركة سريعة جدا داخل الخلية ، وهذه الجزيئات هى الاسفيروسومات (الأجسام الكرية) spherosomes التى قلما تحفظ فى تحضير مثبت . ومن المعتقد بأن هذه الأسفيروسومات تتكون من الشبكة الإندوبلازمية . وفى هذه الحالة تنشأ الأجسام الكرية غير الناضجة immature كبروزات من أنابيب شبيهة بالشبكة الإندوبلازمية ثم تكبر هذه الأجسام الدقيقة وتزداد فى الحجم لتعطى الإسفيروسومات الموجودة فى كثير من الخلايا .وتستمر هذه الزيادة فى الحجم إلى أن يتكون جسم دهنى .

ويمكن أن نستخلص من ذلك أن الإسفيروسومات تكون تركيبا مميزا فى الخلية له علاقة خاصة بانتاج وتخزين الدهون فى الخلية ، ولكن الوظيفة الأكيدة والأساسية للاسفيروسومات غير معروفة بالضبط ، كما وأن الاإسفيروسومات تحاط من الخارج بغشاء ذو طبقة تركيبية واحدة .

وتحتوى الخلية النباتية على نواة واحدة منغمسة فى الستوبلازم وأحيانا تظهر النواة مفلطحة وملامسة لجدار الخلية . وعادة تظهر النويات بوضوح فى الخلايا النباتية الحية .



(شكل ٨٥)
خلية نباتية بالميكرسكوب الإلكترونى

ويسهل فى الخلايا النباتية المثبتة والمصبوغة رؤية جدر الخلايا ، الكلوروبلاستيدات ، الميتوكوندريا الأجسام الدقيقة وأجسام جولجى . كما توجد كتل من المادة الكروماتينية داخل النواة . كما يوجد فى جدار الخلايا النباتية ممرات تعرف بالنقر Plasmodesmata ، تصل الخلايا المتجاورة ببعضها البعض رغم وجود الجدار الخلوى السميك .

التركيب الدقيق للخلية النباتية Ultrastructure of the plant cell

من الطبيعي عند دراسة الخلية النباتية أن تقسم هذه الوحدة الأساسية الى نواة ، كلوروبلاست ميتوكوندريا ، شبكة إندوبلازمية ، أجسام جولجى ، المادة الخلالية الأساسية للسيتوبلازم ، والتونوبلاست . وكل من هذه العضيات الخلوية له وظيفة مختلفة عن الآخر داخل نفس الخلية . ويحيط بكل عضى خلوى أحد الأغشية شبه المنفذة والتى تتكون من مركب ليبوبروتين (دهنى بروتين) معقد . ويقوم غشاء كل عضية بحمايتها من العضيات الدقيقة الأخرى الموجودة معها فى نفس الخلية . وعلى الرغم من أن هذه الأغشية تحافظ على نشاط كل عضية ، إلا أنها تسمح باتصال وتبادل نواتج الأيض مع الوسط المحيط بها .

وقد وجد أن جميع الأغشية الخلوية تتكون من مجموعتين رئيسيتين من المركبات هما الدهون (اللبيدات) والبروتينات.

وهناك عددكبير من الأدلة التى تؤيد النظرية القائلة بأن الدهون والبروتينات تتحد وترتبط معا لتكون جميع الأغشية الحيوانية . وسواء كان هذاالغشاء الخلوى فى خلية نباتية أو حيوانية أو يحيط بالخلية كلها أو جزء منها ، فإن التركيب النموذجى وأبعاد الغشاء الخلوى تكون متشابهة الى حد ما . وتوجد الأغشية الخلوية فى الخلايا النباتية بنسبة أقل مما هى موجودة فى الخلايا الحيوانية ويرجع ذلك إلى انضغاط مادة السيتوبلازم نتيجة لظهور فجوات ضخمة أثناء نمو وتميز الخلايا النباتية . وتحديدها بشريط سيتوبلازمى ضيق على حواف الخلية .

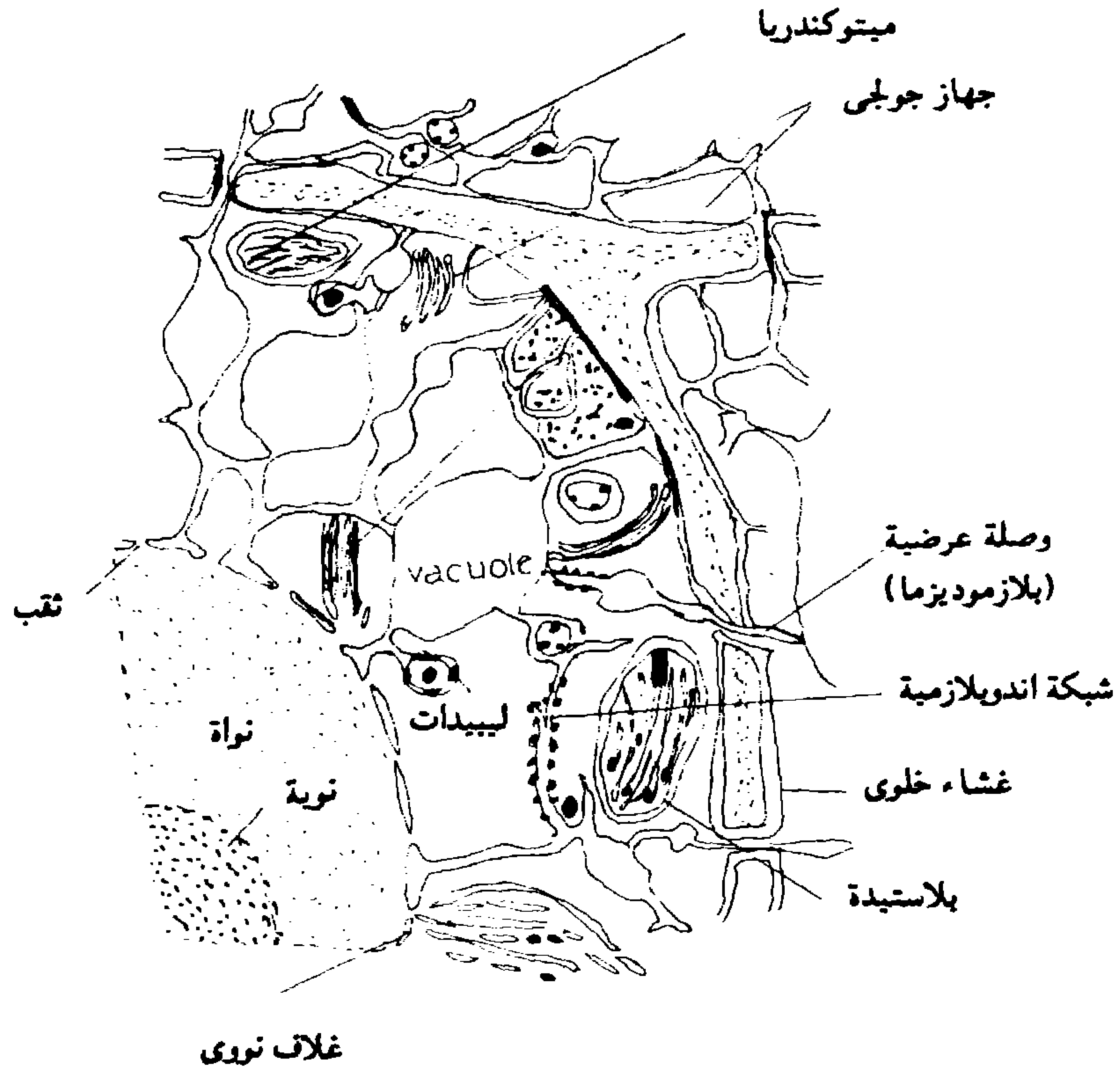
غشاء الخلية The plasma membrane :

يقوم غشاء الخلية النباتية Plasma Lemma باحتواء وفصل الجزء الحى من الخلية Protoplast عن جدار الخلية الخارجى .

ويوجد فى الخلايا النباتية عادة نظام رئيسى أثناء عملية الأيض للتحكم فى الفرق بين التركيزات للأملاح غير العضوية والمواد خارج وداخل الخلية .

ويختلف التركيب الكيميائى لغشاء الخلية كذلك وجميع الأغشية الخلوية فى الخلايا النباتية عن تراكيب معظم الأغشية الخلوية الحيوانية ، ففى الأغشية الاخيرة تتركب اللبيدات

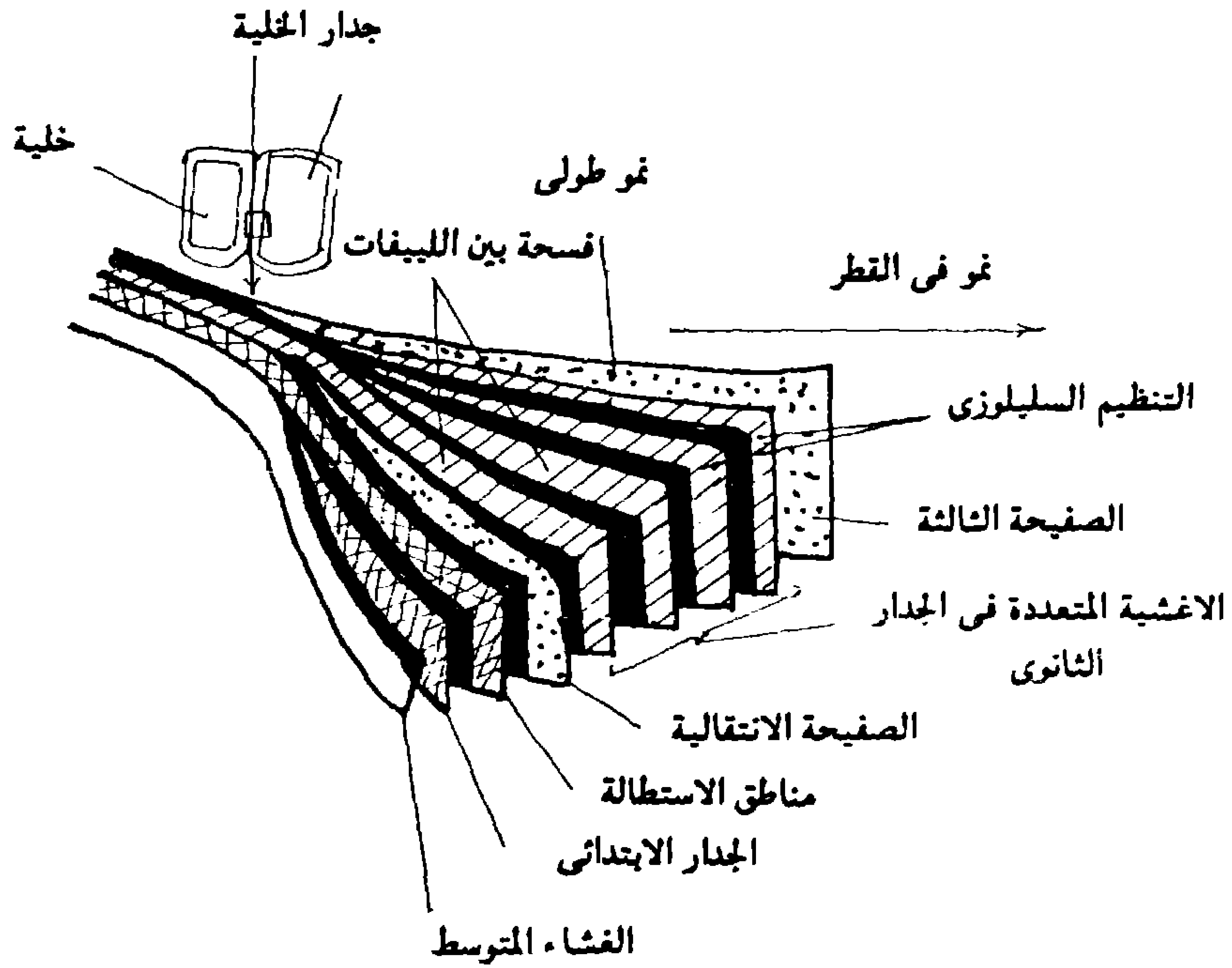
بصفة أساسية من الكولسترول والفسفولبيدات ، بينما تتكون لبيدات الأغشية الخلوية النباتية من فسفولبيدات (أساسا ليسيسين وجليكولبيدات) والاسترولات (تتكون من Sterol -B- sistosterol spinosterol) والجزء البروتينى فى الأغشية الخلوية النباتية فانه يتكون من عدد كبير من الوحدات البروتينية .



(شكل ٨٦)
خلية نباتية بالميكروسكوب الالكترونى

وتوضح صور الميكروسكوب الألكترونى للخلايا النابتية أن الأغشية الخلوية تتبع نفس البنيان الأساسى للاغشية الحية . ويتكون كل غشاء من هذه الأغشية من خط مضيئ لامع

يقع بين خطين داكنين . ويعتقد بأن هذه الأغشية تتكون من طبقة مركزية ثنائية من الليبيدات محصورة بين طبقتين أحاديتين من البروتين .



(شكل ٨٧)
شكل يوضح الطبقات المختلفة فى جدار خلية نباتية

جدر الخلايا Cell walls :

يحد الخلية النباتية من الخارج جدار واضح المعالم ، وهو تركيب غير حى ينتج من مادة البروتوبلاست الحية . وباستثناء بعض الحالات فإن معظم الخلايا النباتية لها جدر سميكة أو رقيقة أو منحوتة Sculptured ويعتقد بأن وظيفة هذه الجدر هى حماية وتدعيم الخلية كما أنها تحافظ على شكل وتماسك الخلايا النباتية . ويتكون جدار الخلية أساسا من مادة السيليلوز

Cellulose وهى مادة عديدة التسكر تتكون من وحدات مترابطة من الجلوكوز) تنتج فى الخلية ويوجد فى بعض النباتات - وخصوصا عديدة الخلايا - جدر ثانوية تتميز بتجويفات أو انخفاضات تعرف بالنقر Pits وتحتوى الخلايا ذات الجدر الأولية على **نقر أولية** Primary pits وتظهر هذه النقر عندما يكون تكوين جدار الخلية غير متجانس وتقوم هذه النقر بتسهيل مرور المواد من خلية إلى أخرى .

وتوجد النقر عادة فى الخلايا النباتية غير الحية والتى تلعب دورا فى عمليتى التوصيل والتدعيم فى النباتات كالالياف والقصيبات . وفى بعض الأحيان ينمو من جدار الخلية تغلظ فوق النقرة وفى هذه الحالة تعرف النقرة **بالنقرة المصفوفة (المحفوفة** bordered pits) وعند غياب هذا النوع من التغلظ الذى يحيط بالنقرة فانها تكون من النوع البسيط . وباستعمال طرق خاصة بصباغة الأنسجة النباتية فإن كثيرا من النقر تظهر فتحات فى غشاء الخلية (**وصلات عرضية**) والتى عن طريقها تمتد أشرطة سيتوبلازمية رقيقة لتصل الخلايا المجاورة بعضها البعض . وتعرف هذه الامتدادات أو البروزات السيتوبلازمية **بالبلازمودزماتا** Plasmodesmata . كذلك توجد انبيوبات دقيقة داخل البلازمودزماتا تتصل اتصالا مباشرا بصهاريج وتجويفات الشبكه الإندوبلازمية لخليتين متجاورتين . واعتمادا على نمو وشكل الخلية النباتية فإن جدار الخلية يتكون من ثلاث مناطق رئيسية واضحة ومتميزة هى مادة بين خلوية تعرف باسم الصفيحة الوسطى ، وجدار الخليــة الأولى وجدار الخلية الثانوى .

أ - **الصفيحة الوسطى** The middle lamella :

وهى طبقة رقيقة من مادة بين خلوية تتكون بين خليتين متجاورتين أثناء عملية انقسام الخلايا النباتية . وتتركب الصـفيحة الوسطى من **البكتين** Pectin ، والكالسيوم ، والسيليلوز ، ومواد أخرى مبلمرة . وبسبب كثافة وصلابة البكتين فإن الصفيحة الوسطى تظهر كمادة جيلاتينية لزجة . وفى الأنسجة الخشبية تكون الصفيحة الوسطى شديدة التلجنن (بها وفرة من مادة اللجنين lignin) ، وتعمل هذه الصفيحة فى الأنسجة النباتية كمادة بين خلوية اسمنتية لربط جدر الخلايا بعضها البعض لتكوين الأنسجة ولذلك فهى توجد بين الجدران الإبتدائية للخلايا المتجاورة .

ب - **الجدار الأولى للخلية** The primary cell wall :

ويوجد هذا الجدار فى جميع الخلايا النباتية ، ويتكون من الترسيبات والافرازات الأولية للبروتوبلاست على غشاء الخلية ، ويعتبر أول جدار خلوى حقيقى يتكون أثناء المراحل المبكرة لنمو وتكوين الخلية . وهو رفيق نوعا ما ومرن وقابل للشد والتمدد مع زيادة حجم الخلية ، ويتراوح سمك الجدار الأولى من ١ - ٣ ميكرون ويتركب من مادة البكتين مع مواد شبيهة السيليلوز والسيليلوز ومواد عديدة التسكر أخرى غير سيليلوزية . ويظهر الجدار الأولى للخلية بوضوح فى الخلايا الانشائية وهو خال من النقر والتغلظات غير المنتظمة ما عدا فى حالة وجود البلازمودزماتا Plasmodesmata . وبسبب التجانس الشديد لهذا الجدار فإنه يصعب فى بعض الأحيان التمييز بين جدار الخلية الأولى والصفيحة الوسطى ولذلك يطلق عليهم مجتمعين الجدار الأولى .

جـ - **الجدار الثانوى** The secondary wall :

يظهر الجدار الثانوى مع زيادة نمو الخلية وتوقف الجدار الأولى عن الإتساع فى مساحة السطح ، وتكون الخلية فى هذا الوقت قد توقفت عن النمو ، وفى كثير من الخلايا تموت المحتويات الحية فى الخلية وتختفى بعد تكوين الجدار الثانوى . يتبع هذا الجدار الاخير من زيادة ترسيبات المواد المتكونة من البروتوبلاست . ويتركب الجدار الثانوى من السيليلوز وشبيهات السيليلوز ومواد رسوبية أخرى تعمل على زيادة سمك الجداروذلك مثل الجنين ، والسوبرين ،والكيوتين ، وشمع الكيوتين . وفى كثير من الفطريات والخمائر ، يتركب جدار الخلية الثانوى من الكيتين chitin . ويقترن وجود الجدار الثانوى بالخلايا التى تفقد الحياة بعد اكتمال نضجها كالألياف والخلايا الصخرية .

ويتركب الجدار الأولى للخلية من لييفات سليلوزية منتشرة فى عدة اتجاهات ، أما الجدار الثانوى فانه يتركب من لييفات سيليلوزية كثيفة ومتوازية ومضغوطة مع بعضها اكثر من مثيلاتها بالجدار الأولى (Muhlethaler, 1961) ، وبمعنى آخر فإن الجدار الثانوى يتكون من عدة طبقات متميزة ، وأن لييفات كل طبقة تكون متوازية ولكن لييفات الجدار الأولى تكون موجهة بزاوية مع بعضها البعض.، ويبدأ تكوين الجدار الثانوى من السطح الداخلي للجدار الابتدائى ،ويتكون الجدار الثانوى من ثلاث طبقات : الأولى وهى الخارجية ، والثالثة

وهى الطبقة الداخلية الملاصقة للجدار الأولى ، وطبقة متوسطة . ويسمى هذا النوع بالنمو نحو المركز Centripetal . وقد يكون التغلظ فى الجدار الثانوى متجانسا أو غير متجانس ، ونظرا لأن هذا الجدار سميك فانه يحتوى على نقر تسمح باتصال بروتوبلازم الخلايا النباتية المتجاورة ، وكذلك تبادل المواد بينها ، وفى بعض الأحيان يوجد جدار ثالث رقيق للخلية النباتية .

مادة السيتوبلازم والشبكة الإندوبلازمية :

The cytoplasmic matrix and endoplasmic reticulum

تحتوى الخلايا النباتية الإنشائية والإبتدائية على سيتوبلازم وكميات قليلة من الأغشية الخلوية . وقد يكون من الصعب رؤية أو مشاهدة هذه الأغشية لأنها مغطاة بكميات هائلة من الريبوسومات وتظهر هذه العضيات حرة أو منفردة فى السيتوبلازم . ولقد أمكن باستعمال مثبت الجلوترالدهيدGlutraldehyde . مشاهدة جهاز من الانيبوبات فى السيتوبلازم يبلغ متوسط محيطها حوالى ٢٥٠ أنجسترون وتمتد لعدة ميكرونات . ومن المحتمل أن تلعب هذه الانيبوبات دورا ما فى تكوين جدار الخلية .

ويمكن مشاهدة الشبكة الإندوبلازمية المحببة وغير المحببة فى الخلايا النباتية المتميزة differentiated وتبدو الشبكة الإندوبلازمية غير المحببة واكثر شيوعا فى الخلايا المرتبطة بانتاج الإسترويدات التى تلعب دورا معينا فى أيض المواد الكربوهيدراتية وتقل الايونات كما هو الحال فى العناصر الغربالية والخلايا المرافقة للحاء .

وتشاهد هذه الشبكة الإندوبلازمية بوضوح فى البلازمودزماتا . أما الشبكة الإندوبلازمية المحببة فإنها تكون تامة التكوين وواضحة جدا فى الخلايا المنتجة للمواد البروتينية كما هو الحال فى الشعيرات الغدية لأوراق بعض النباتات .

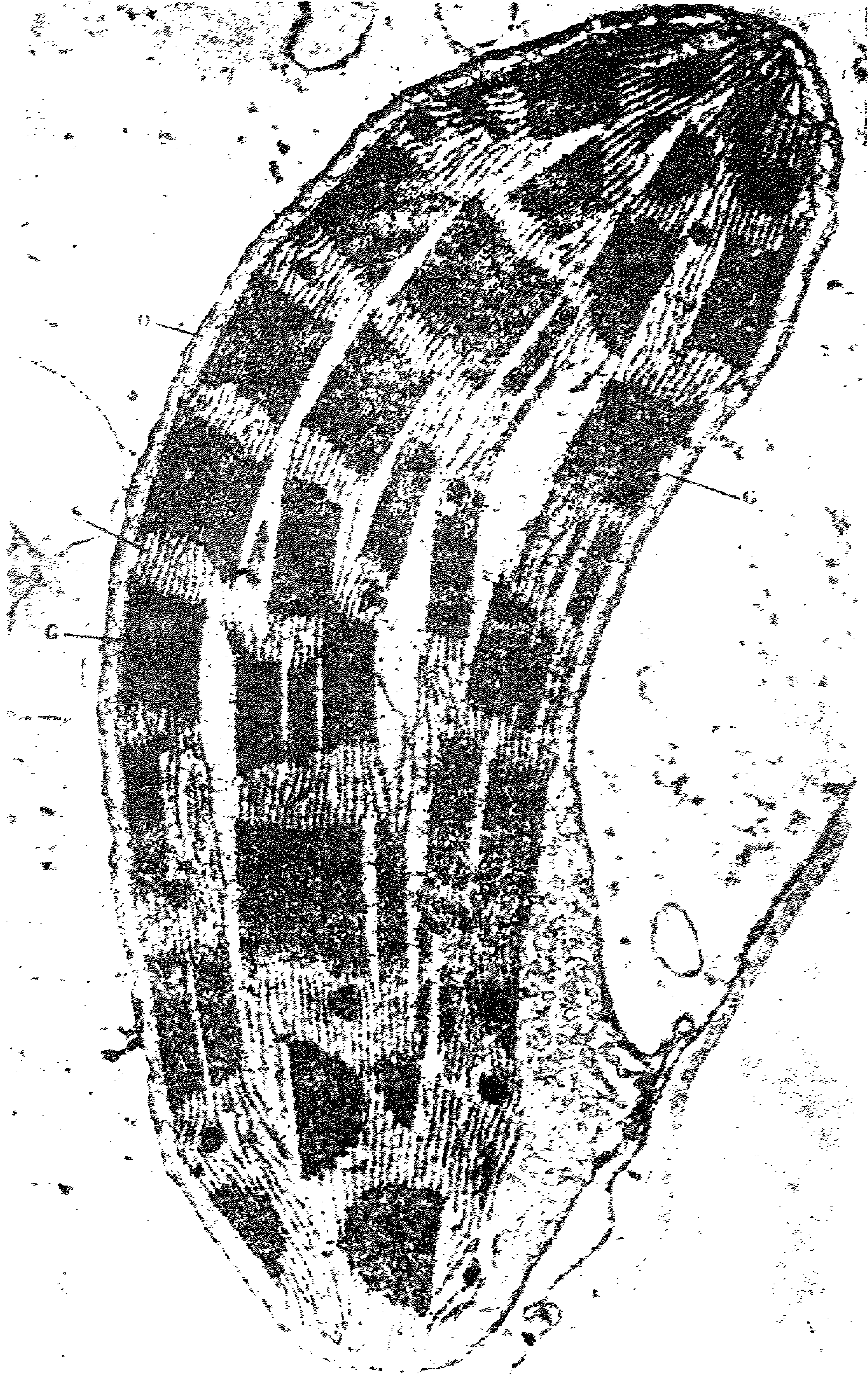
وعند بداية تكوين الأوراق يمكن رؤية الشبكة الإندوبلازمية المحببة وغير المحببة ، ولكن بعد تميز الخلايا تظهر كميات قليلة من الريبوسومات وتحتوى عناصر الشبكة الإندوبلازمية غير المحببة على تجويفات ممتلئة بمحلول معين ، كما وأنها تحتل مساحات كبيرة من السيتوبلازم وتتشابه وظيفة الشبكة الإندوبلازمية فى كل من الحيوان والنبات .

جهاز جولجى Golgi apparatus :

أوضح استعمال الميكروسكوب الالتكترونى العديد من مكونات الخلية النباتية التى لم يكن من المتيسر رؤيتها بالميكروسكوب الضوئى باستعمال الصبغات الخاصة بها . وقدكشف الميكروسكوب الإلكتروني عن وجود جهاز جولجى فى الخلايا النباتية فى صورة أجسام هلالية أو مقوسة مقوية تعرف **بالدكتيوسومات** dictyosomes وتشبه أجسام جولجى هذه مثيلاتها فى الخلايا العصبية للحيوانات اللافقارية والخلايا الجرثومية التناسلية وتختلف عن أجسام جولجى فى الخلايا الجسدية للفقاريات وتنتشر دكتيوسومات جولجى هذه أو الجولجيوسومات في السيتوبلازم ولا توجد فى مكان محدد منه كما هو الحال فى الخلايا الطلائية الحيوانية مثلا . وتتركب الدكتيوسومات من عصيات صغيرة مقوسة ذات صهاريج أوانتفاضات مفلطحة Cisternae ، والتى تتسع من طرفيها كما هو الحال فى دكتيوسومات اللافقاريات . وتبرز من هذه الصهاريج **حويصلات** vesicles صغيرة حاملة المواد الإفرازية المنتجة من أجسام جولجى . وهذه الحويصلات هى التى تتجمع فى منطقة الصفيحة الوسطى فى المرحلة النهائية للانقسام الميتوزى وتكون صفيحةالخلية التى تفصل بين نواتى الخليتين البنويتين الناتجتين . وهناك العديد من الأدلة التى تبرهن على الدور المهم للدكتيوسومات فى تكوين المواد الإفرازية بالخلية وكذلك تكوين صفيحة الخلية والأغشية الخلوية المختلفة فى الخلية النباتية . وقد وجد أن الدكتيوسومات تحتوى على بعض الإنزيمات مثل بيروفوسفاتيز الثيامين Thiamine pyrophosphatase وثنائى فوسفاتيز الأدينوزين adenosine diphosphate .

الميتوكوندريا The mitochondria :

يتشابه تركيب الميتوكوندريا فى كل من النبات والحيوان ، ولكن الاختلاف الوحيد فى أن ميتوكوندريا الخلاياالنباتية تحتوى على حواجز وزوائد Cristae قليلة من الغشاء الداخلى ومادتها الداخلية اكبر من تلك الموجودة فى الخلايا الحيوانية. أما الخلاياالنباتية التى تقوم بعملية التمثيل الضوئى أو الكلوروفيللى فإنها تحتوى على ميتوكوندريا ذا ت حواجز داخلية أكثر من تلك الموجودة فى الخلايا النباتية الاخرى .



(شكل ٨٨)
كلوروبلاست (بلاستيدة) فى خلية من اوراق الحنطة تمثل :
(G) جرانا (S) ستروما (حشوة) بين الجرانا

البلاستيدات The plastids :

البلاستيدات هى نوع من عضيات الخلية النباتية الموجودة فى السيتوبلازم والتى لها علاقة وطيدة بعمليات الأيض. وتعتبر البلاستيدتا وجدر الخلايا من التراكيب المميزة للخلايا النباتية . وتوجد البلاســتيدات فى جميع النباتات ما عدا البكتريا وبعض الطحالب والفطريات . وللبلاستيدات أشكالا مختلفة فمنها المسطح والقرصى والحلزونى وغيرهما ، وتحتوى البلاستيدات على حبيبات صبغية (مثل كلوروفيل والمواد الكاروتينية) بجانب بعض محتويات أخرى مثل النشا .

نشأة وتكوين البلاستيدات Origin and development of plastids

يعتقد أن البلاستيدات تنشأ داخل الخلايا النباتية من تراكيب دقيقة واضحة فى السيتوبلازم تعرف باسم البلاســتيدات الأولية أو **البروبلاستيدات** Pro-plastids وتوجد البلاستيدات الأولية هذه فــى الخلايــا النباتيــة البنوية والتــى تنتقل إليهــا عن طريق الإنقسام .

وتعتبر البروبلاستيدات عضيات خلوية ذاتية الوجود فى الخلية كما أنها تحاط بغشاء خارجى ثنائى Double membran . وفى وجود الضوء ينمو الغشاء الداخلي للبلاستيدة الأولية ويعطى حويصلات صغيرة ترتب نفسها لتكون أقراصا أكبر حجما داخل العضية . أما فى الظلام فتتكون تراكيب أنبوبية شبكية الترتيب . وعند وضع البروبلاستيدات هذه فى الضوء ، فان الترتيب الشبكى هذا يتغير إلى الشكل الصفائحى المعروف للكلوروبلاستيده وبذلك تتأثر عملية نمو البلاستيدات بالنقص فى الضود . فعند نمو النبات فى ضوء منخفض تتجمع الحويصلات المتكونة فى البروبلاستيدات مكونة جسما واحدا أو أكثر من الأجسام **الصفائحية الأولية** Pro-lamellar bodies . وفى بعض الأحيان تشكل الحويصلات الناتجة نموذجا بللوريا مكونا أنيبوبات منتظمة الشكل . وعند تعرض هذه النباتات للضوء مرة أخرى فإن الحويصلات تنمو وتتحد مرة ثانية مكونة الشكل الصفائحى والمعروف **بالجرانا** Grana. ويتحكم فى النمو الكلى للكلوروبلاستيده عدد من الجينات التى تقوم بتنظيم تكوين الشكل الصفائحى والبنية الجزئية له .

انواع البلاستيدات Types of plastids :

١ - البلاستيدات البيضاء (الليكوبلاستيدات leucoplasts) :

هذه البلاستيدات عديمة اللون توجد عادة فى الاوراق النباتية متعددة الألوان والسيقان والجذور والخلايا الجنينية والخلايا التناسلية وفى أجزاء النبات المختلفة غير المعرضة للضوء . وتعمل الليكربلاستيدات كمنتج للنشا وكمركز تخزينى للبروتينات والدهون . كما أن بعض الليكوبلاستيدات تنتج بعض الزيوت الأساسية .

(٢) البلاستيدات الملونة (الكروموبلاستيدات) Chromoplasts :

يرجع اللون المميز للكروموبلاستيدات إلى وجود مواد مختلفة من الكاروتينات ، واللون النموذجى لها هو الأصفر ، والبرتقالى ، والأحمره وعلى الرغم من أن بعضها قرصى الشكل إلا أن البعض الآخر منها يكون مغزلى أو مثلثى ذاوى Angular ، أو كرى أو على هيئة أجسام قضيبية الشكل .

ومن المحتمل أن تكون البلاستيدات الملونة هى نفسها بلاستيدات خضراء اختفى منها الكلوروفيل وأصبح غير سائد كما هو الحال فى أوراق فصل الخريف والتى توجد بها الكاروتينات كحبيبات رئيسية سائدة بعد تكسير وتحلل مادة الكلوروفيل فى فصل الخريف .

وفى بعض الحالات تنمو الكروموبلاستيدات مباشرة مع البروبلاستيدات (البلاستيدات الأولية) . وتحتوى الكروموبلاستيدات على العديد من الحبيبات الصبغية (الليكوبين) Lycopen فى الطماطم الحمراء وكذلك الفيكوارثرين Phycoerythrin والفيكوسيان Phycocyan فى الطحالب .

(٣) الكلوروبلاستيدات The chloroplastids :

وهى بلاستيدات خضراء يرجع لونها المميز إلى وجود كميات كبيرة من الحبيبات الصبغية الخضراء والمعروفة بالكلوروفيل . وتختلف الكلوروبلاستيدات فى الشكل والحجم من نوع إلى آخر ، فمثلا تكون فى أوراق النباتات الراقية كروية أو بيضاوية أو قرصية الشكل .

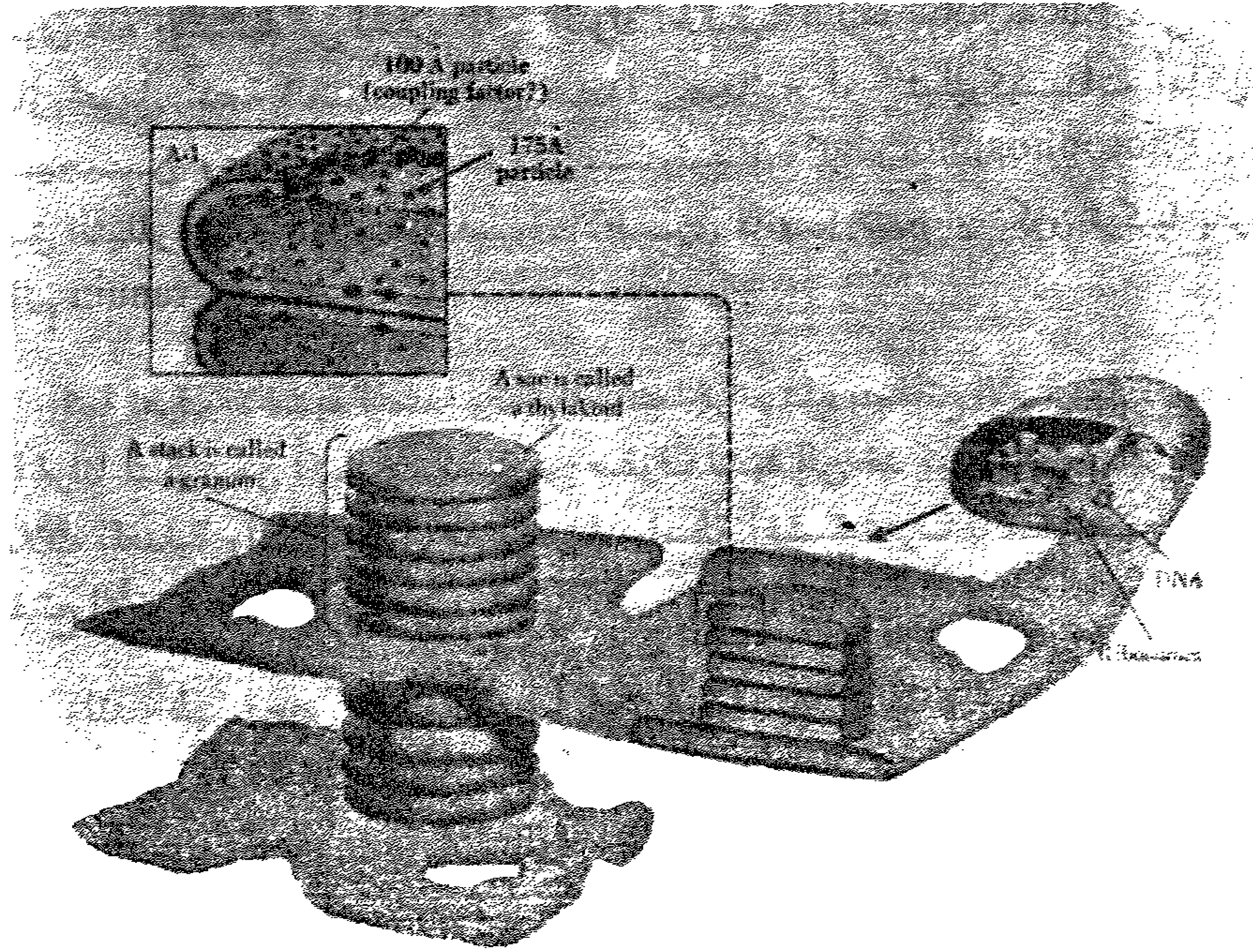
كما وأن الطحالب تحتوى على واحدة أو اثنتين من البلاستيدات الضخمة فنجانية الشكل أو مستطيلة أو حلزونية . وتشغل الكلوروبلاستيدات حوالى ٢٠٪ من حجم الخلايا للأوراق . وقد وجد أن عدد الكلوروبلاستيدات فى الخلية الواحدة من النباتات الراقية يتراوح من ٢٠ الى ٤٠ كلوبيلاستيده . وتعتبر الكلوربلاستيدات من العضيات الكبيرة نسبيا في الخلايا النباتية حيث يبلغ محيطها من ٤ - ٦ ميكرون ويبلغ سمكها من ٥ر الى ١ميكرون ، وقد وجد أن كلوروبلاستيدات النباتات التى تنمو فى الظلال تكون أكبر حجما وتحتوى علي كمية كبيرة من الكلوروفيل أكثر من تلك التي توجد فى النباتات التى تنمو فى ضوء الشمس . ويتحكم فيحجم الكلوروبلاستيدات بعض الصفات الوراثية والجنسية فمثلا كلوروبلاستيدات الخلايا **كثيرة العدد الكروموسومى** Polyploid تكون أكبر من مثيلاتها الموجودة فى الخلايا **زوجية العدد الكروموسومى** diploid .

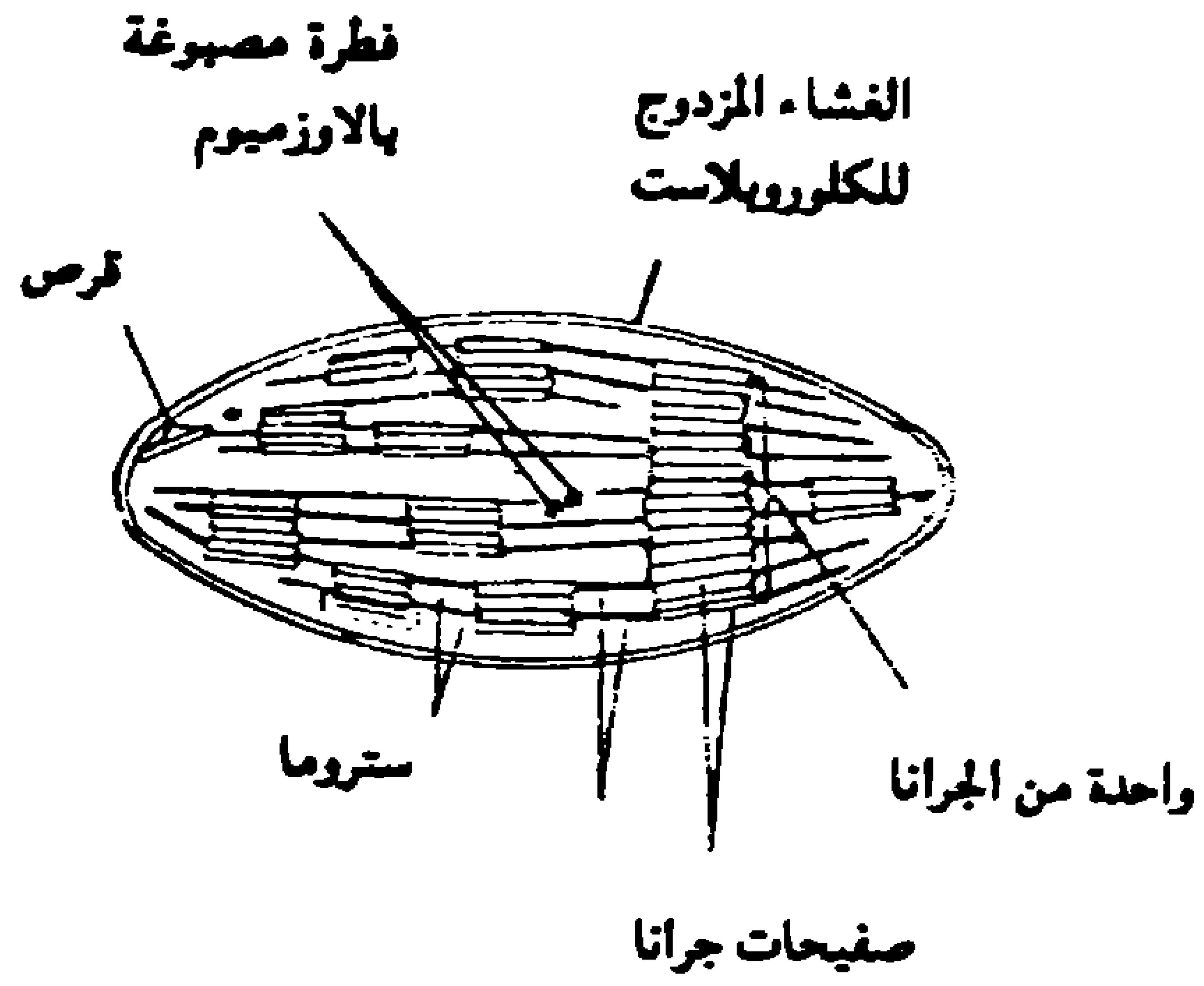
وتوجد الكلوروبلاســـتيدات أحيانا موزعة توزيعا متساويا أو متجانسا فى السيتوبلازم ، ولكنها غالبا ما تكون كثيفة التواجد بجانب النواة أو ملاصقة للحواف الداخلية للخلية . وعادة يعتمد توزيع الكلوروبلاستيدات داخل الخلية على شدة الضوء المتعرض له النبات . والكلوروبلاستيدات من العضيات ذاتية الوجود فى الخلايا النباتية وتتزايد الكلوروبلاستيدات فى العدد عن طريق الانقســام ويتم ذلك باستطالة البلاستيده فاصلا إياها الى جزئين متساويين . وتتميز الكلوروبلاستيدات بقدرتها العالية على مقاومة التغيرات الأسموزية والمثبتات ، كما وأن لها القدرة العالية على الإختزال ومن صفات هذه العضيات أنها تنتفخ عند وضعها فى الماء المقطر .

تركيب الكلوروبلاستيدات Structure of chloroplastids :

عند فحص الخلايا النباتية بالميكروسكوب الضوئى تظهر الكلوروبلاستيدات على هيئة حبيبات دقيقة تسمى **بالجرانا** grana . وتوجد هذه الحبيبات مدفونة فى المادة الخلالية للكلوروبلاستيده والتى تسمى الحشوة أو **ستروما** stroma . ومن ناحية أخرى وجد أنه بفحص هذه العضيات بالميكروسكوب الإلكترونى يتضح أنها تتكون من تراكيب داخلية على درجة عالية من التنظيم والترتيب . ويحد كل كلوربلاستيده غشاءان : الخارجى منها يشبه إلى حد كبير غشاء الخليه ، أما الغشاء الداخلى فهو يشبه أغشية أو مكونات الجهاز الغشائى للكلوروبلاستيده ذاتها .

وبالإضافة الى الغشاء الخارجى ثنائى التركيب توجد أنظمة غشائية داخلية تتكون من مجموعة من الأكياس المفلطحة والمغلقة تسمى بالصفائح او **بالثيلوكيدات** Thyllokids ،





(شكل ٨٩)

صورة بالمكيروسكوب الالكترونى لتركيب بلاستيدة (كلوروبلاست) فى احد النباتات الراقية .

وتحتوى هذه الأغشية فى الخلايا ذات النواة الحقيقية Eucaryotic cells على الكلورفيل وجهاز تحويل أشعة الضوء ، وتمثل هـــذه الصفائــح أو الثيللوكيـــدات أماكن وانتاج الأكسيجيـــن وعمليات الفســـفرة الضـــوئية Photophosphorylation . وعندما تلتصق الثيللوكيـــدات الراحدة فـــوق الأخـــرى فإنهـــا تنتج أو تكون تركيبا يعرف باسم الجرانم granum .

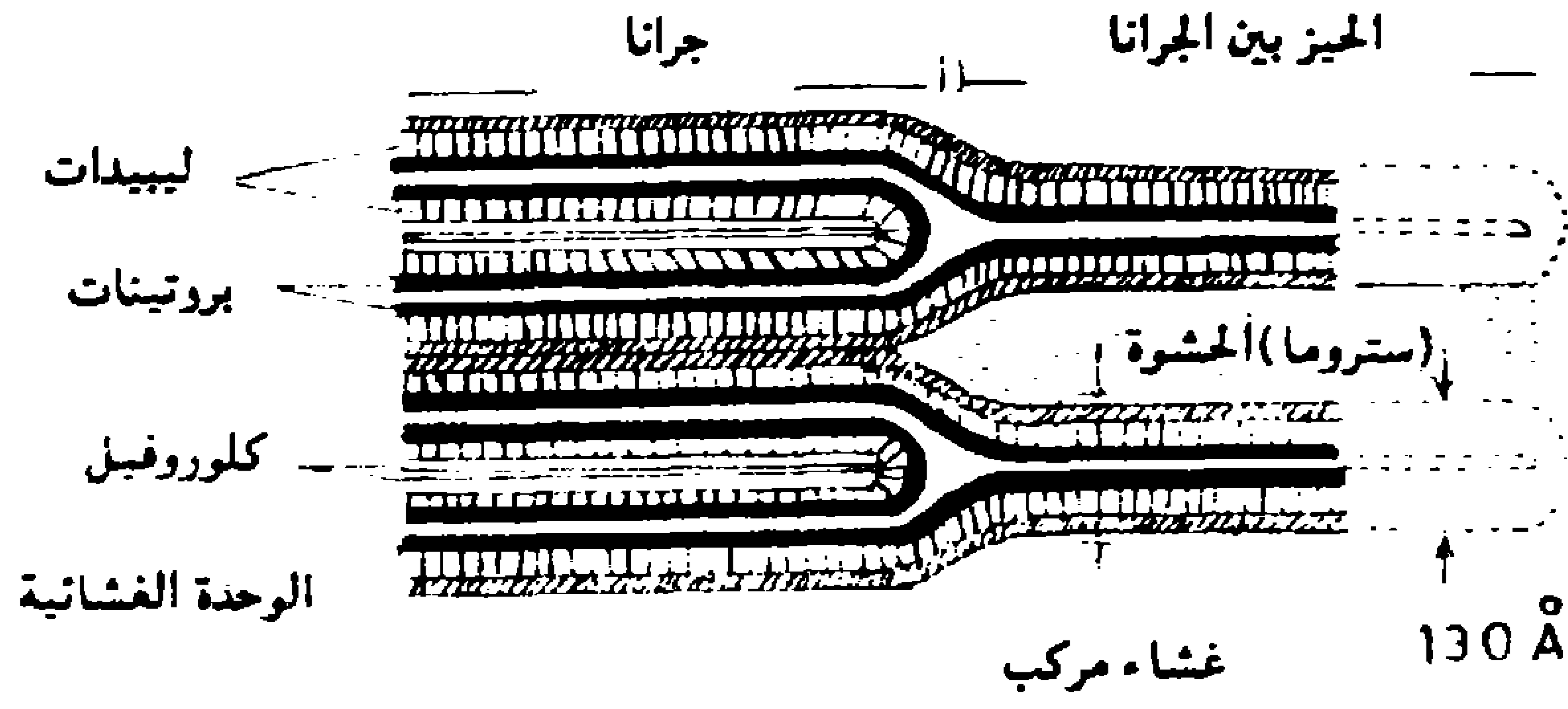
كما نعرف الأغشية الممتدة بين تكدسات الجرانم هذه بصفائح الأستروما . وبعبارة أخرى فإن الجرانا تتكون من أكياس مكدسة فى صفوف تشبه إلى حد كبير أعمدة مكونة من أقراص العملات المعدنية والتى تتصل مع بعضها بواسطة أغشية تعرف بالصفائح بين الجرانا وتمتد الصفائح الأخيرة هذه خلال الإستروما .

ولقد أظهر فحص أغشية الجرانا تحت قوة تكبير عالية (حوالى ٣٠٠٫٠٠٠ مره) وجود حبيبات دقيقة جدا على هذه الأغشية وتعرف هذه الحبيبات باسم **الكونتاسومات** quantasomes ويعتقد بأنها تمثل الوحدات الرئيسية لعملية التمثيل الضوئى فى الخلية ، وتوجد حبيبات الكلوروفيل الصبغية وغيرها من الحبيبات الصبغية الأخرى فى طبقة واحدة بين صفائح الجرانا ، ولقد وجد الباحثون أن كل كونتاسومه تحتوى على حوالى ٢٣٠ جزئ كلوروفيل .

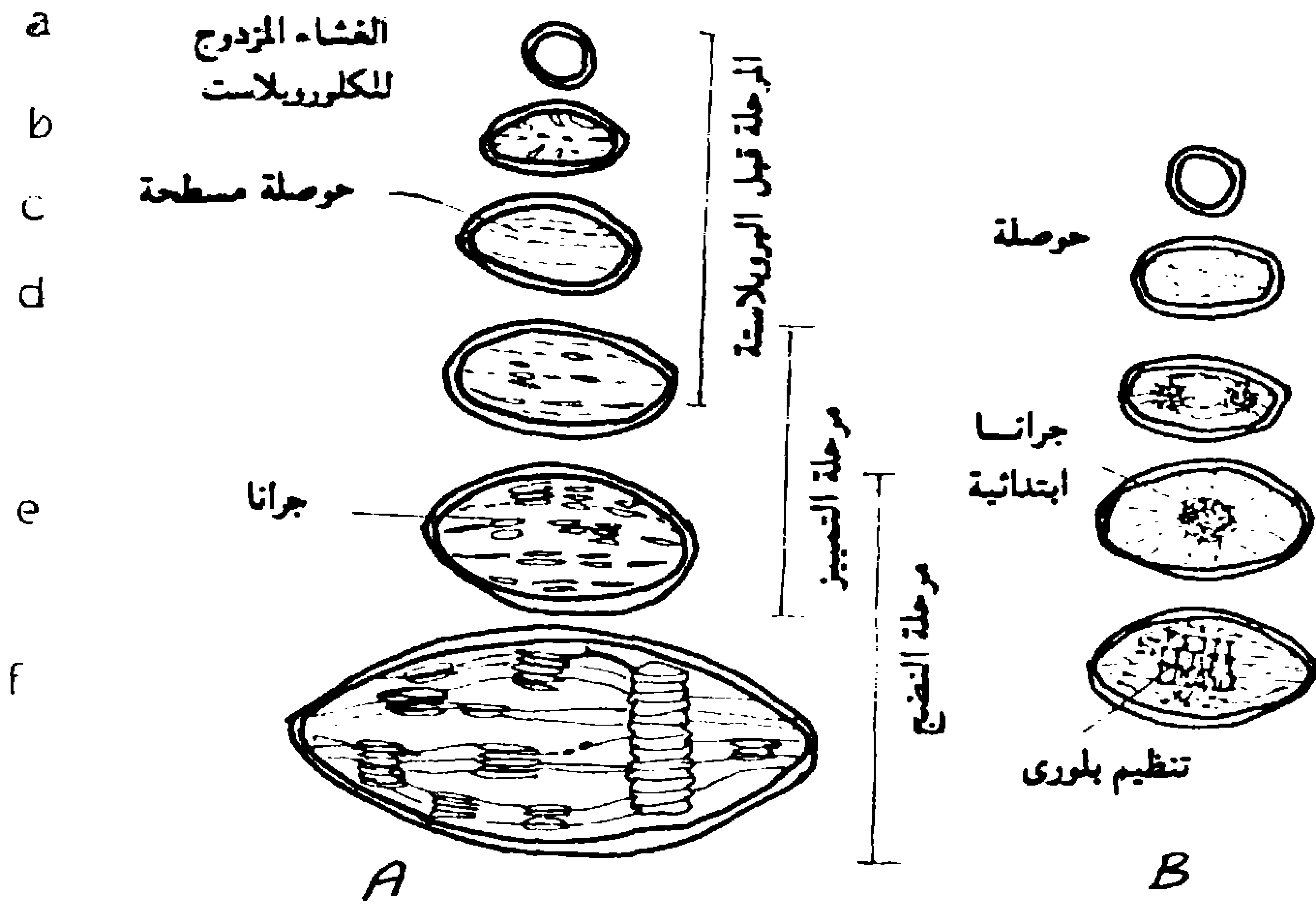
وتحتوى الأستروما وهو الجزء غير الغشائى بالكلوروبلاستيده على الإنزيمات اللازمة لعملية تثبيت ثانى اكسيد الكربون وتحويله إلى سكر . كما وأنها تحتوى على الريبوسومات التى تلعب دورا هاما فى تكوين وتخليق البروتينات داخل الخلية . وتحتوى الإستروما أيضا على قطرات دهنية وحبيبات نشوية وأجسام بيرينودية Pyernoid bodies والأحماض النووية DNA & RNA وزيادة على ذلك فإن الاستروما تحتوى على بعض السيتوكرومات وفيتامينات ك ، ه وبعض الذرات المعدنية مثل الحديد والنحاس والمنجنيز والزنك بالإضافة إلى وجود الماغنسيوم فى جزئ الكلوروفيل .

وظيفة البلاستيدات الخضراء Punction of chloroplasts :

تقوم البلاستيدات الخضراء فى ضوء الشمس بتحويل ثانى أكسيد الكربون والماء إلى مواد كربوهيدراتية وأكسجين عن طريق عملية التمثيل الضوئى أو الكلوروفيللى . وتعتبر



(شكل ٩٠)
التنظيم الجزيئى للكلوروبلاست



(شكل ٩١)
نمو بروبلاستمدة

عملية التمثيل الضوئى هذه من أهم العمليات الكيميائية الحيوية الواسعة حيث يتم بواسطتها تحويل الطاقة الشمسية إلى طاقة كيميائية والمواد الغذائية الناتجة من هذه العملية تستخدمها جميع النباتات والحيوانات فى عمليات الأيض أو التحول الغذائى الخاصة بها . ويعنى هذا أن الكلوروفيل فى النبات تحول وتختزن الطاقة الضوئية من الشمس إلى طاقة كيميائية فى المواد الغذائية . وتتحررهذه الطاقة المختزنة اثناء عمليات الأكسدة التى تتم بواسطة أنزيمات الميتوكوندريا . ويعنى ذلك ان الكلوروفيل يقوم بعملية التمثيل الضوئى فى وجود الضوء بينما تقوم الميتوكوندريا بعمليات الاكسدة الفسفورية التى لا تعتمد علي وجود الضوء . ويدل تحرر الأكسجين أثناء عملية التمثيل الضــوئى واستعماله اثناء عمليــة الاكسدة الفسفورية ، على أن العملية الأولى تعتبر مختزنة للطاقة endergonia أما العمليـــة الثانية فهى منتجة أو مخرجة للطاقة exergonic .

وبالنسبة لنواة الخلية النباتية والكروموسومات وكذلك بالنسبة لعمليتى الإنقسام المباشر Mitosis والانقسام الإختزالى Meiosis فإنها تشبه مثيلاتها فى الخلايا الحيوانية وسوف نتناول شرح هذه التراكيب والعمليات في أبواب لاحقة مستعينين بأمثلة توضيحية حيوانية ونباتية .

الفصل الرابع عشر

النواة البينية THE INTERPHASE NUCLEUS

اكتشف روبرت براون فى عام ١٨٣١ النواة كجزء اساسى ودائم في الخلية ومنذ ذلك الوقت والدراسات مستمرة على المكونات الخلوية. وتمر النواة في تاريخ حياتها بمرحلتين هما المرحلة البينية وهى الطور بين انقسامين متعاقبين وهذه المرحلة أيضية وهي التى كان يطلق عليها " بالطور الساكن " وهو وصف غير دقيق إذ أن النواة تكون نشطة وتقوم بجميع الأنشطة الحيوية فى كل الأوقات .

أما المرحلة الثانية للنواة ، مرحلة الانقسام ، فهى فترة الانقسام فى الخلية ، والنواة تركيب دائم فى كل الخلايا الحية عدا خلايا الدم الحمراء الناضجة للثدييات . وفى الحيوانات الدنيئة لا ترجد نواة أصيلة موحدة التركيب كما فى خلايا الحيوانات المعقدة التركيب ولكن الذى يمثل النواة ما هو إلا عدد من الحبيبات من المادة النووية (حبيبات كررماتينية) مبعثرة فى سيتوبلازم هذه الخلايا كما فى بعض الحيوانات الأولية السوطية . أما فى البكتريا فلا يوجد تركيب نووى يظهر بالتحضيرات التى تتبع لاظهارها . ويعتقد بعض علماء الخلية أن هذه الحبيبات المنتشرة ذات خواص كيميائية تتميز بها الأنوية الحقيقية .

وقد أمكن بواسطة المجهر الالكتيرونى تعيين بعض الجسيمات النووية فى البكتريا والتى تتميز بخواص الأنوية . ولا يوجد غلاف أو غشاء نووى فى خلايا البكتريا .

وفي الفيروسات فان المواد النيكليوبرتين المتواجـدة تعتبر على أنها تمثل الأجسام النووية .

شكل النواة : Shape of nucleus

شكل النواة غالبا ما يكون مرتبطا بالشكل العام للخلية ولكن أحيانا ما تكون النواة غير منتظمة تماما . وكقاعدة عامة فإن معظم الأنوية تكون كروية أو بيضاوية الشكل . وفى بعض الاحيان تكون مستطيلة أو مكونة من نصوص كما فى كرات الدم البيضاء للفقاريات . وقد يحدث أن يكون شكل النواة غير منتظم التفرع كما فى الخلايا الافرازية لبعض الحشرات .

حجم النواة : Volume of nucleus

غالبا ما يكون حجم النواة كثير التغير ولكن توجد عامة علاقة بين حجم النواة وحجم سيتوبلازم الخلية . ويعبـر عن هـــذا بمعادلة تصـرف " بالفهرس السيتوبلازمى النووى " وهى ن ب (NP) .

حجم النواة

$$(NP) = \frac{Vn}{Vc - Vn} =$$

(Vc) = حجم الخلية   (Vn) = حجم النواة

وهذا يعنى أن حجم السيتوبلازم حينما يزيد فإن حجم النواة لابد أن يتبعه فى الزيادة . ولهذا فإنه عند حدوث قصور فى الاحتفاظ بالنسبة الثابتة N/P يحتمل أن يكون هذا أحد العوامل التى تدخل الخلية فى طور الانقسام .

أما بالنسبة لعدد الأنوية فى الخلية الواحدة فقد وجد أن معظم الخلايا ذات نواة واحدة ولكن الخلايا ثنائية النواة تتواجد فى الخلايا الكبدية والعصبية والغضروفية .

أما الخلايا عديدة الأنوية فى الخلايا العظمية التى توجد في نخاع العظام والمدمج الخوي ما هو الا كتلة من البروتوبلازم تحتوى على عدد كبير من الأنوية كماهوالحال فى الألياف العضلية المخططة .

تمركز النواة : Nuclear location

يتغير موقع النواة فى الانواع المختلفة من الخلايا ولكنه مميز وثابت فى النوع الواحد من الخلايا . ففى الخلايا الجنينية تحتل النواة عادة المنطقة الوسطية للخلية ولكن كثيرا ما يتغير مكانها بتقدم عملية تمييز الخلية وتكون المواد المختزنة فى السيتوبلازم والمثال على ذلك الخلايا الدهنية أو البويضات الفنية بالمح نجد أن النواة قد أزيحت عنوة ناحية محيط الخلية نتيجة

لتجمع هذه النواتج الغير حية . (المواد الدهنية أو المح) . أما فى الخلاياالغدية فإن النواة تتمركز فى الجزء القاعدى للخلية حيث تشغل الحبيبات الافرازية الجزء العلوى من الخلية . وعموما تشغل النواة موقعا يقرب من مركز السيتوبلازم وفى بعض الحالات تقع في أحد جوانب الخلية .

تركيب النواة : Structure of nucleus

النواة الحية : Living nucleus

تظهر النواة فى الخلية الحية المصبوغة أو غير المصبوغة على هيئة كرة لامعة تقع فى وسط السيتوبلازم ومحددة بالغشاء النووى . ويبدو - عموما - داخلها متجانسا عدا وجود جسم أو أجسام كروية لامعة تعرف بالنويات . ولكن فى بعض الحالات نجد ان النواة غير متجانسة ولكنها محببة التركيب .

وتبدو النواة فارغة فى صور المجهر الالكترونى ولكن قد تتميز النويات بظهورها كأجسام مضيئة والنواة أكثر كثافة من السيتوبلازم ويمكن فصل أو استخراج النواة باستخدام إبر دقيقة جدا وفي بعض الحالات عندما يتمزق الغشاء النووى فإن مادة سائلة هى العصير النووي أو ما يطلق عليه بالكاريوليف تسيل من النواة والغشاء النووى يسلك سلوك الغشاء الظاهر الحقيقى وليس مجرد وجه فاصل حيث انه يبذل مقاومة معينة للضغط الخارجى وله القدرة على الانتفاخ والتكرمش .

عندما تخترق إبرة دقيقة خلال الغشاء النووى فانها تتحرك داخل النواة دون مقاومة ويمكن تغيير مكان النوية بسهولة .

الأنوية المثبتة : Fixed nuclei

تظهر النواة أكثر تعقيدا فى التركيب فى العينات المحفوظة والمصبوغة ويمكن تمييز التراكيب التالية داخل أمثال هذه الانوية .

١- الغشاد النووى Nuclear envelope

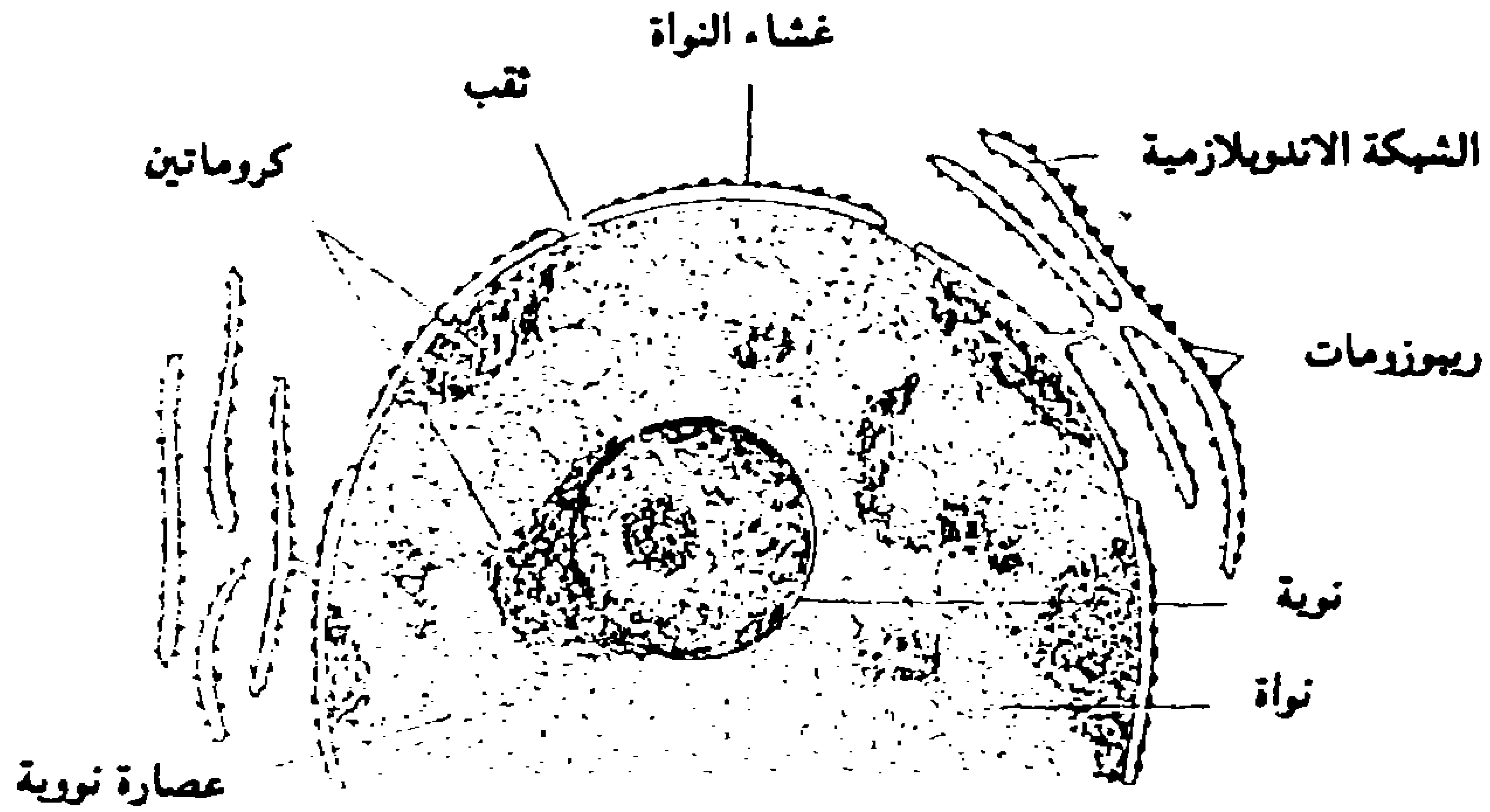
٢ - الكاريولف (العصير النوى) Karyolymph

٣ - النويات والكروموسومات Nucleoli and chromosomes

٤ - الكروماتين Chromatin

١ - الغشاء النووى أو الكاريوثيكا :

يظهر على هيئة حد واضح فى القطاعات الضوئية . ويتميز الغشاء النووى بخاصية القوة الميكانيكية التى تتضح عند التعامل معه بالالات الدقيقة ويقوم الغشاء النووى بتقسيم الخلية الى منطقتين هما النواة والسيتوبلازم كلاهما يمتلك خواصا طبيعية وكيميائية متباينة وهذا الغشاء ينظم اندفاع بعض المواد من النواة الي السيتوبلازم والعكس .



(شكل ٩٢)

الغشاء النووى وارتباطه بالشبكة الاندوبلازمية (بالميكروسكوب الالكترونى)

وقد أوضح المجهر الالكترونى بأن الغشاء النووى أو الغلاف النووى يتركب من طبقتين : طبقة خارجية مسامية وطبقة أخرى داخلية تبدو مستمرة . وسمك هذه الطبقة المسامية هو ضعف الطبقة الداخلية تقريبا . ويبلغ قطر الثقوب ٤٠٠ انجتروم تقريبا ولها ترتيب منتظم والمسافة بين ثقب واخر هى ١٠٠٠ أنجزوم تقريبا وعند حافة الثقب نجد أن طبقتى الغلاف النووى تكونان طبقة واحدة مستمرة . وقد افترض أن الجزيئات الكبيرة يحتمل أن تمر خلال هذه الثقوب بينما قد تمر الجزيئات الصغيرة عن طريق الانتشار خلال الطبقة الخارجية للغلاف النووى ترتبط باغشية الشبكة الإندوبلازمية .

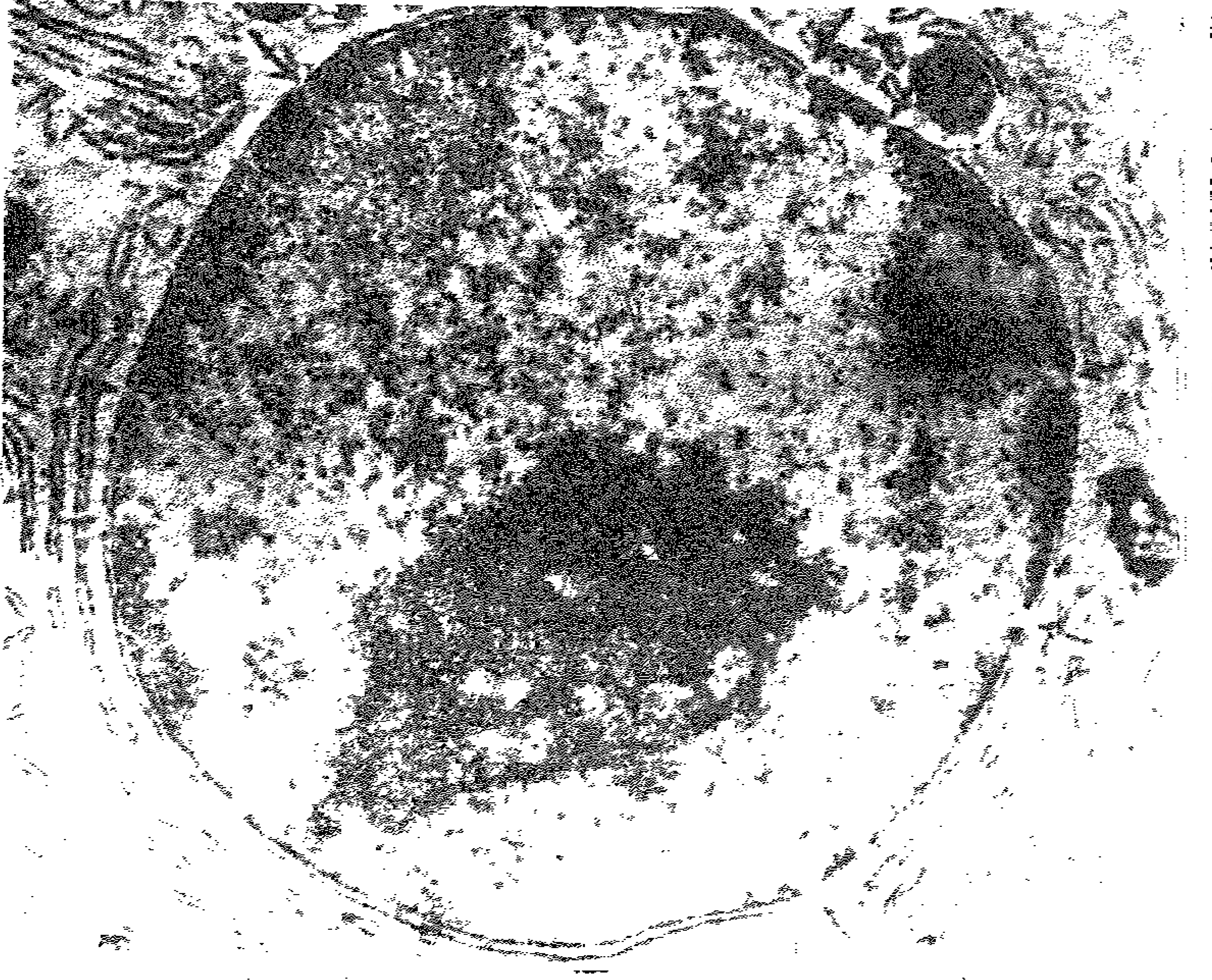
ويعتبر الغلاف النووى جزءا من الجهاز الفجوى (يتكون من الشبكة الإندوبلازمية وجهاز جولجى) . وقد عرف منذ أمد طويل أن الحدود النووية إما أن تختفى أو يحدث بها تنظميات رئيسية أثناء عملية الانقسام مما ينتج عنه تكون حدود جديدة تحيط بكل من النواتين الناتجتين (الاختيين) . وأثناء المرحلة التمهيدية للانقسام المتيوزي (غير المباشر) فان الغلاف النووى يتمزق ويعطى عددا كبيرا من الحويصلات التى تنتشر فى السيتوبلازم والتى يصعب تمييزها من عناصر الشبكة الإندوبلازمية . ويتكون الغلاف الجديد فى المرحلة النهائية للانقسام لمتيوزى حول كل من النواتين الناتجتين ، وهذا يستلزم هجرة العناصر الغشائية للشبكة الإندوبلازمية حول سطح الكروموسومات حيث تتجمع وتلتحم وتترتب فى تركيب غشائى مزدوج .

ولقد درست خاصية النفاذية للغشاء النووى فى أنوية منفصلة عن الخلايا وقد وجد أن انوية بويضات الحيوانات البرمائية نفاذة للأملاح والسكريات وبعض المواد الذوتينية مثل الهموجلوبين . وقد وجد أيضا فى الخلايا المتصلة أن صبغة البيرونين التى تصبغ النوية تختفى بعد فترة ١٥ دقيقة من معاملة الخلايا بإنزيم الريبونيكليز وقد فسر هذا علي أن هذا الانزيم دو الوزن الجزيئى الذى يبلغ ١٣٠٠٠ يدخل النواه عن طريق الثقوب النووية .

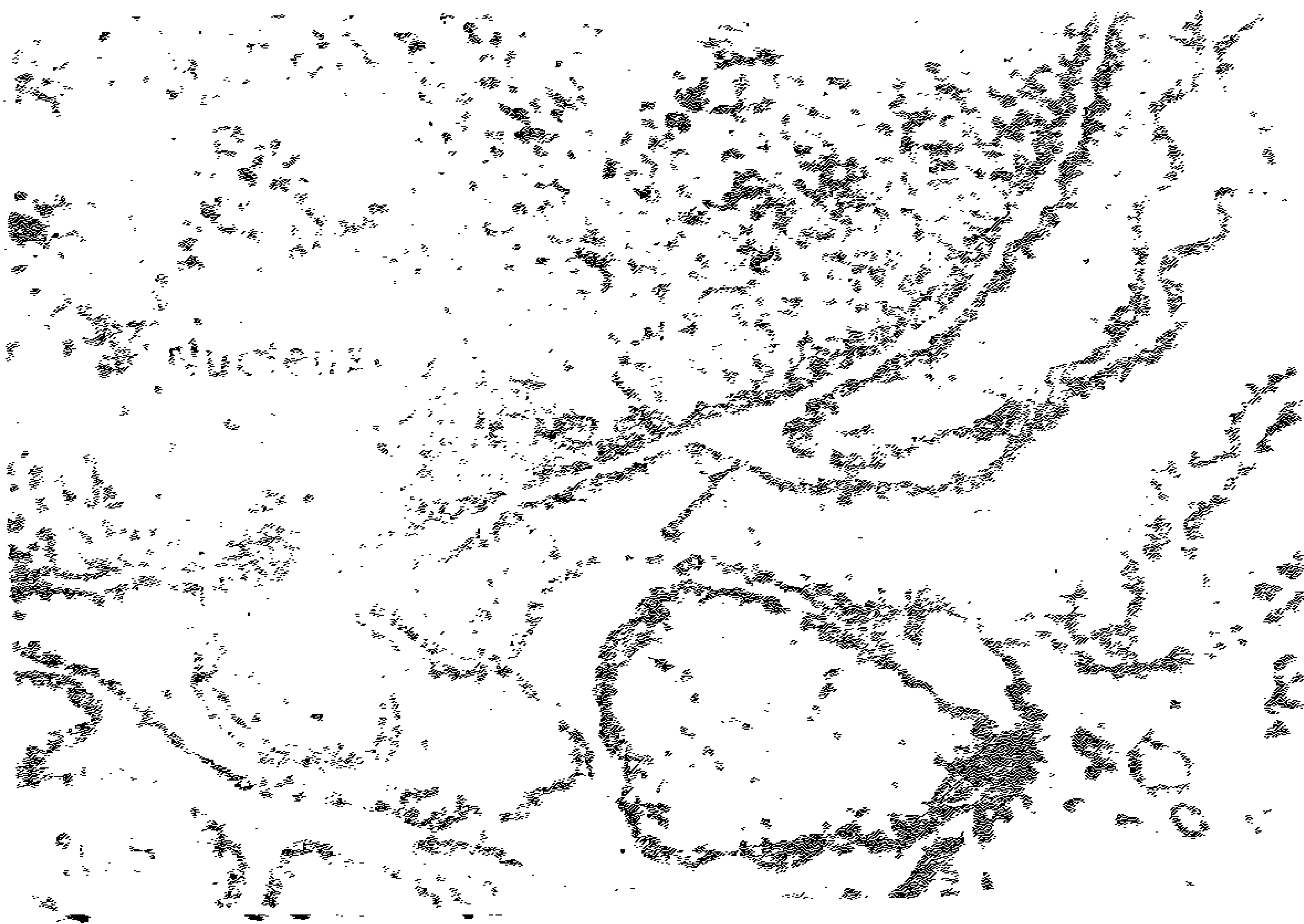
٢ - النويـــات : Nucleoli

تحتوى كل نواة بينية على نوية أواكثر - كروية الشكل تقريبا . والنويات غالبا ذات احجام ملحوظة (خاصة فى الخلايا العصبية والبويضات) . وتتركب النوية كما يبدو - من جزئين مختلفين : جزء متميىء وجزء آخر خيطي الشكل . وقد كشف المجهر الالكترونى عن وجود ترتيب محدد بداخل النوية ، ففى بعض الخلايـا يلاحـظ وجـود تراكيـب ليفية غير منتظم داخل النويـة وفى بعـض الحالات الأخـرى تبـدو النويـة متماسـكة ومتجانسة نسبيا .

فى أثناء الانقسام الميتوزى تتعرض النويات لتغيرات دورية فهى تختفى فى بداية الانقسام وتعود للظهور فى نهايته . وتظهر النويات فى المرحلة الانفصالية للانقسام الميتوزى ويكون ظهورها مرتبطا بمناطق معينة فى كروموسومات معينة تعرف بالكروموسومات النووية وذلك لتمييزها عن بقية المجموعة الكروموسومية ، وتحتوى النوية على نسبة عالية من البروتين ونسبة من **حامض الريبونيكيك** RNA وبعض الدهون .



(شكل ٩٣) شكل بالميكروسكوب الالكترونى يوضح الغشاء النووى والشبكة الاندوبلازمية



(شكل ٩٤) شكل آخر بالميكروسكوب الالكترونى يوضح الغشاء النووى والشبكة الاندوبلازمية مرتبطة به

وتشبه النويات السيتوبلازم فى أنها تصبغ بسهولة بالصبغات الحامضية . ويوجد فى الانوية أجسام أخرى تصبغ بالأصباغ القاعدية مثل النويات الكروماتينية (النويات الكاذبة) التى تعرف بالكاريوسوم ، والكاريوسوم ماهو الا كتلة من الكروماتين التى تستخدم كمستودع للمادة الكروماتينية التى تسحب منها الكروموسومات جزءا منها على الأقل - عند اقتــراب عمليــة انقســام النواة . وفى بعض الأحوال نجد ان الكاريوسوم يمثل كروموســوما منفردا والــذى اســتمر متماســكا فــى الطــور البينــى للنواة . أما النويــة الحقيقــة فإنهــا غالبـا ما تكـون مســتودعا للمواد الغذائية .

٣- الكاريوليمف : أو الليمف النووى

يوجد داخل غشاء النواة سائل يعرف بالعصير النووى أو البلازما النووية أو اللمف النووى الذى يبدو عادة كسائل حمضى رائق وذو لزوجة منخفضة . وأحيانا يكون العصير النووى فى حالة جيلاتينية ويملأ هذا السائل النووى المسافات التى توجد بين مكونات النواة .

وتظهرالبلازما النووية فى صور المجهر الالكترونى على أنها تتركب من جسيمات غير منتظمة الشكل أو حبيبات . والتيوكلوبلازم ذو طبيعة بروتينية ويحتوى على بعض RNA ويعطى تفاعلا ايجابيا للجليكوبروتين (كيمياء الخلية) . كما يوجد عدد من الإنزيمات المميئة مثل الريبونيكلييز - الفوسفاتيز القاعدى وثنائى البيتيديز فى الكاريوبلازم وهذه المكونات تعتبر نوعية أى يتميز بها هذاالسائل النووى .

٤ - الكروماتيــــن :

يظهر فى النواة البينية المثبتة عادة شبكة من مادة مصبوغة صبغا خفيفا والتى تحمل عليها أو بداخلها حبيبات أو كتلا غير منتظمة من مادة لها قابلية عالية للصبغات وتعرف هذه المادة بالكروماتين . والكروماتين هو القاعدة الجسدية للتوريث والذى يحتوى على الجينات او العوامل التى تكون الوحدات المادية الكيميائية التيت شيد عليها كل صفات الكائن الحى اثناء نموه والشبكة النووية والحبيبات لا ترى فى الخلية الحية وتعتبر هذه كشوائب فى التقنية .

وكما يلاحظ فى الحالة الحية عندما تمر خلية من الطور البينى الى المرحلة التمهيدية للانقسام الخلوى فإن الحبيبات الكروماتينية المميزة للنواة البينية لاتستمر طويلا بل تختفي ويأخذ مكانها التراكيب المصبوغة باللون الأزرق الداكن والتى يطلق عليها بالكروموسومات أو

الصبغيات وهذه التراكيب سميت بهذه التسمية لأنها جسيمات قائمة الصبغة وترجمتها الحرفية الاجسام المصبوغة (كروموسومات) .

والكروموسومات عادة لا تظهرفى الطور البينى للنواة الحية وهذا يرجع إلى أن لها تقريبا نفس معامل إنكسار العصير النووى وبالرغم من ذلك ففى حالات قليلة ترى كروموسومات خيطية الشكل .

كان معتقدا ان الكروموسومات تختفى فى نهاية كل انقسام نووى وتتكون مرة أخرى عند ابتداء الانقسام المتيوزى التالى وبمعنى آخر - كان يعتقد أنه بعد كل انقسام تتكسر الكروموسومات إلى حبيبات كروماتينية التى تتجمع عند ابتداء الانقسام المتيوزى التالى مرة ثانية وتتكون الكروموسومات ولكن عموما فانه من المقبول الآن أن الكروموسومات تستمر فى البقاء خلال فترة المرحلة البينية للنواة أى أن الكروموسومات تحتفظ بفرديتها من انقسام إلى انقسام أخر حيث أن نفس الكروموسوم الذى يختفى فى نهاية انقسام يظهر مرة أخرى عند ابتداء الانقسام التالى وهذا مؤسس على الدلائل التالية :-

١ - أنتقال مجموعة الكروموسومات المتطابقة ضوئيا من خلية الى أخرى .

٢ - الدليل الوراثى الخاص بتوزيع العوامل الوراثية أو الجينات التى تنظم بطريقة طولية معينة محددة .

٣ - وفى بعض الحالات - وخاصة عند استخدام الميكروسكوب المتعدد المراحل المتباينة- تظهر الكروموسومات فى بداية أحد الانقسامات فى نفس المكان التى كانت تشغله فى نهاية الانقسام السابق ومثال ذلك : أثناء مراحل تفلج بويضة الاسكارس نجد أن نهايات الكروموسومات فى المرحلة النهائية تظهر فى الفصوص التى كانت تشغلها فى نهاية المرحلة النهائية السابقة . ويدعم حقيقة تواجد الكروموسومات خلال المرحلة البينية فصل الخيوط الكروماتينية من الانوية غير الحية لخلايا الليكمياء اذ أن الشبكة النووية لخيوط شبكة الكتان المصحوبة بحبيبات الكروماتين عند نقط التقاطع ليست بشوائب تقنية وهى لا ترى فى الحالة الحية . الكروموسومات فى النواة البينية لا تثبت وذلك ربما يرجع الى احتواءها على نسبة عالية من الماء ولكن توجد شواهد على أنه فى التحضيرات المثبتة للنواة والمنقسمة ميتوزيا أنها تعطى صورة دقيقة جدا لما يحدث داخل الخلية الحية .

الفصل الخامس عشر

الكروموسومات THE CHROMOSOMES

بالرغم من أن ولدير ١٨٨٨ كان أول من أطلق هذه التسمية " الكروموسومات " الا أن هوفميتر كان قد سبق بخمسين عاما فى وصفها ، ويمكن تعريف " الكروموسوم " Chromosome بأنه تركيب نووى أى أنه يقع داخل النواة وأنه من مكونات النواة الأساسية . والكروموسومات لها ترتيب خاص ولكل كروموسوم الشخصية المستقلة والوظيفة الخاصة وله القدرة على الاستنساخ الآلى أى الازدواج الذاتى Autoduplication مع احتفاظه بالصفات الخارجية والوظيفية أثناء انقسامات الخلية المتعاقبة .

ولقد لقيت الكروموسومات أهمية عظيمة وذلك للدور الرئيسى الذى تقوم به فى الوراثة والتنوع والطفرة التطور بجانب دورها فى تنظيم التشكل والتكاثر والتوازن بين العمليات الحيوية .

وتظهر الكروموسومات عادة أثناء انقسام الخلية وعند ظهورها تبدو كأجسام قضيبية مصبوغة صبغا شديدا . ويتوقف مظهرها الخارجى على الحالة الوظيفية للخلية . وفى بعض الحالات تبدو الكروموسومات على هيئة خيوط رقيقة وفى بعض الحالات تبدو كأجسام متماسكة .

استمرارية الكروموسومات Chromosome continuity :

من المعتقد أن الكروموسومات تستمر وتبقى أثناء المرحلة البينية ولكنها فى حالة غير مرئية فى معظم الأنوية . وقد افترض أن إختفاء الكروموسومات يرجع إلى ارتفاع المستوى المائى بها ، وتمشيا مع هذا الرأى نجد أن الكروموسومات عندما تدخل المرحلة البينية تمتلئ بالماء وتصبح غير قابلة للتثبيت . وعند ابتداء المرحلة الابتدائية من الانقسام فإن الكروموسومات تتعرض لفقدان جزء من الماء وتصبح قابلة للتثبيت وتبدو مرئية كخيوط مصبوغة صبغا خفيفا. ويستمر تعرض الكروموسومات لفقد الماء ، وبهذا تزداد القابلية للتثبيت خلال المرحلة الابتدائية حتى تصل إلى ذروتها فى المرحلة الإستوائية ، ويتبع هذا أن الكروموسومات تصبح تدريجيا داكنة الصبغة ومتماسكة بتقدم المرحلة الابتدائية .

ويرى جريسون ١٩٤٨ أن عدم ظهور الكروموسومات أثناء المرحلة البينية لا يرجع فقط إلى ارتفاع المستوى المائى ولكن ربما يعود أيضا الى التغيرات التى تتبع انتقال الحامض النووى . ويجب ملاحظة أن وضع الكروموسومات فى المرحلة البينية لا يعرف على وجه الدقة على أنه فى جميع الحالات فإن الكروموسومات فى المرحلة المبكرة جدا للمرحلة البدائية تكون منفصلة ذلك لا يوجد " الحلزون المستمر " spireme كما أعلن ذلك بعض المؤلفين القدامى .

الشكل الخارجى للكروموسومات Morphology of the chromosomes

من الثابت أن كل كروموسوم يتكون فى المرحلة الابتدائية من شطرين طوليين يسميان بالكروماتيدتين Chromatids وفى بعض الحالات فإن الانقسام الطولى يظهر بوضوح أثناء المرحلة الابتائية المبكرة . وفى حالات أخرى نجد أن الكروميدتين ملتصقيتن ببعضهما البعض بحيث يصعب تمييز الفاصل بينها . ولا يزال هناك جدل حول المرحلة التى يتم فيها ازدواج الكروموسوم ، فهناك بعض المؤلفين الذين يعتقدون بان الكروموسوم ينقسم استعدادا للإنقسام الخلوى التالى أثناء المرحلة البينية ويعتقد البعض الآخر أن ازدواج الكروموسوم يحدث فى المرحلة النهائية للإنقسام السابق ومن رأى البعض أن الكروماتيدات تتركب من الكروموبرات Chromomeres التى ترتبط بعضها البعض بأجزاء غير مصبوغة يطلق عليها بين الكروموميرات interchromomeres ويتـــم انقســـام الكروموســـوم عـن طريق ازدواج الكروموميرات هذه .

وتتم الدراسة الوافية لكشف الكروموسومات (شكل ٩٥) أثناء المرحلة الاستوائية والمرحلة الإنفصالية لإنقسام الخلية حيث تبدو الكروموسومات على هيئة أجسام اسطوانية ذات قابلية عالية للصبغات القاعدية . كما يمكن أيضا رؤية الكروموسومات فى الحالة الحية بواسطة ميكروسكوب التباين phase contrast وكذلك تظهر امتصاصا شديدا فى الطيف تحت البنفسجى microscope ultraviolet spectrum عند ٢٦٠٠ أنجستروم .

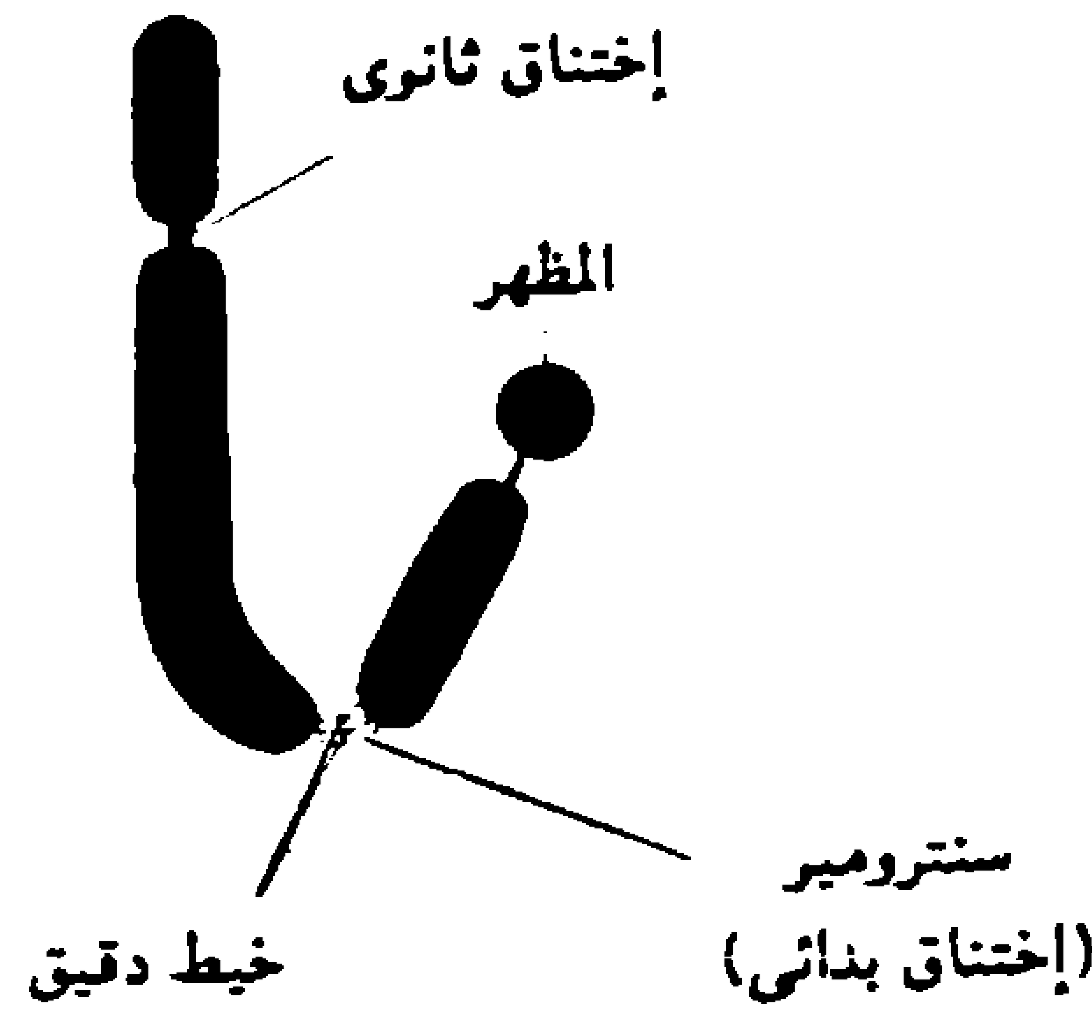
وهناك أربعة أنواع من الكروموسومات شائعة فى كل من الخلية الحيوانية والخلية النباتية (شكل ٩٦) :

١ - كروموسومات وسطية المركز metacentric وهى تأخذ شكل V ويتساوى فيها ذراعا الكروموسوم .

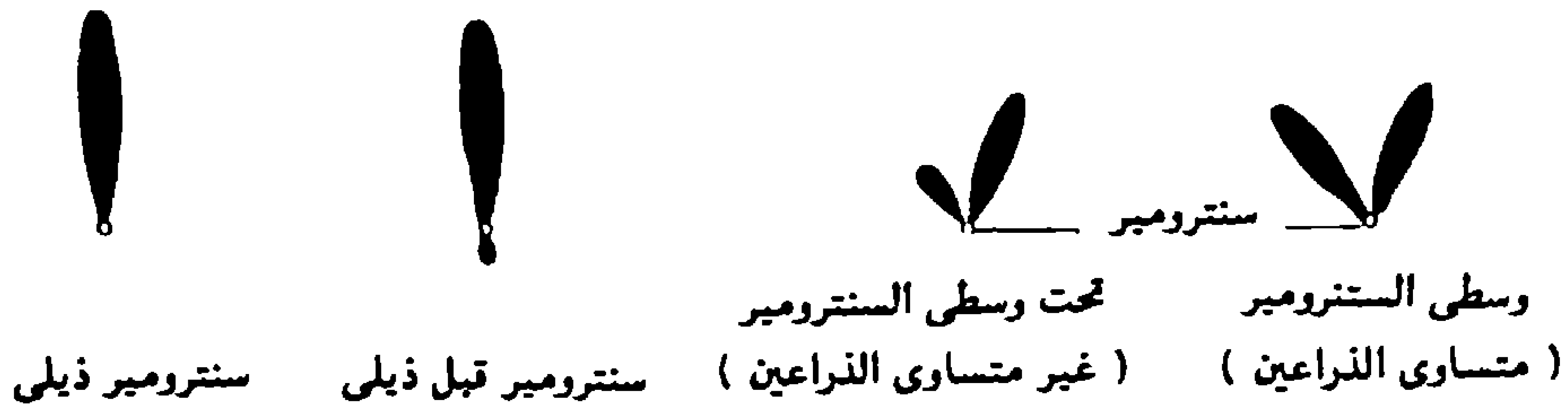
٢ - كروموسومات تحت وسطية المركز أو خطافية الشكل Sub-metacentric أى أن الكروموسوم ذو ذراعين غير متساوين .

٣ - كروموسومات قمة المركز acrocentric : حيث يبدو الكروسوم كBأنه قضيب مستقيم ويقع السنترومير عند بداية هذا القضيب .

٤ - كروموسومات نهائية (أو ذيلية) المركز telocentric : وهى Bيضا تقع فيها القطعة المركزية - النترومير - فى نهاية الكروموسوم .



(شكل ٩٥) أنواع الكروموسومات وفقا لموقع السنترومير



(شكل ٩٦) منظر الكروموسوم من الخارج

القطعة المركزية (السنترومير) Centromere :

هى منطقة خاصة على الكروموسوم تلتصق وتعلق بها خيوط المغزل أثناء انقسام الخلية وهذه هى التى تعرف بالقطعة المركزية أو السنترومير (centromere) أو الجزء الأولى

(شكل ٩٦) ، وهى أقل قابلية للصباغة عن المناطق الأخرى للكروموسوم . ويمكن فى بعض الكرموسومات رؤية خيطين رقيقين يخترقان القطعة المركزية . وهذه الخيوط تسمى الكرومونوماتا chdromonemata وفى بعض الحيوانات توجد حبيبة أو جسم كروى صغير كنوسوم (kinosome) فى منتصف كل خيط . ويعتقد هوايت ١٩٣٥) بأن المنطقة غير القابلة للصبغ هى عضو الالتصاق بينما يعتبر دارلنجتون (١٩٣٦) بأن الحبيبة هى العضو الحقيقى للالتصاق غير أن الإعتقاد السائد الآن هو أن اصطلاح القطعة المركزية " يدل على أن المنطقة بأكملها هى منطقة الإلتصاق بالمغزل وكثيرا جدا ما نجد أن الكروموسومات فى الاطوار الإستوائية والإنفصالية تلتوى عند القطعة المركزية ويبدو الكروموسوم وكأنه مكون من جزئين أو من طرفين تفصلهما عن بعضهما فجوة غير مصبوغة .

ويعرف كل من جزئى الكروموسوم الذان يقعان على جانبى القطعة المركزية بالأذرع والتى قد تكون متساوية أو غير متساوية فى الطول معتمدة على موقع القطعة المركزية التى تكون ثابتة بالنسبة لكل كروموسوم . ولهذا نجد أنه تبعا لموقع القطعة المركزية او السنترومير - يأخذ الكروموسوم أشكالا متعددة التى قد تكون وسطية المركز ، تحت وسطية المركز ، قمية المركز ثم نهائية (أو ذيلية) المركز كما سبقت الاشارة . وقد يتغيرشكل الكروموسوم اذا تأثر مثلا بعقار ما فمثلا يتحول الكروموسوم تحت وسطى المركز ، تحت تأثير مادة الكوليتشيسين ، إلى كروموسوم مستقيم ، وعادة يوجد سنتوومير واحد لكل كروموسوم وفى هذه الحالة يطلق عليه كروموسوم وحيد السنترومير - أى وحيد القطعة المركزية monocentric ، وقد يكون هناك قطعتان مركزيتان على الكروموسوم الواحد ثنائى السنترومير diplocentric وقد يكون هناك أكثر من قطعتين مركزيتين عديد النسترومير polycentric .

وهناك احتمال كبير جدا بأن للسنترومير علاقة معينة بحركة لكروموسومات أثناء عملية الإنقسام .

الحز (الاختناق) الثانوى Secondary constriction :

قد تحمل الكروموسومات جذورا ثانوية على أحد أو كلا ذراعيها وهذه الحزوز الثانوية ثابتة الموقع بالنسبة لكل كرموسوم . ويمكن تمييز الحز الثانوى عن الحز الأولى Primary constriction (الذى تقع به القطعة المركزية - السنترومير) وذلك لغياب الإنحراف الزاوى الملحوظ بين قطع الكروموسوم على كلا الجانبين (شكل ٩٦).

التيلوميدات أو القطع النهائية Telomeres :

التيلوميرات هى الأجزاء النهائية للكروموسومات . وعند تكسير الكروموسومات بواسطة أشعة إكس يلاحظ أن القطع الناتجة قد تلتحم مع بعضها مرة ثانية عدا القطعة النهائية . لهذا فإنه يبدو أن التيلومير (القطعة النهائية) لها خاصية استقطابية معينة تمنع القطع الأخرى من الإتصال أو الإلتحام بها .

منطقــة النوويـــة Nucleolar zone :

يوجد أيضا حزء آخر على بعض الكروموسومات يصعب تمييزه عن الحز الثانوى . ويعرف هذا الجزء بالمنطقة النووية أو منظم النوية nucleolar organizer أو منطقة تكون النوية nucleslus-forming region لأن لها علاقة وثيقة بتكوين النوية . وعادة ما تحتوى كل خلية على كروموسومين يعرفان بالكروموسوماتا النوبية nucleolar chromosomes التى تمتلك هذه الخاصية .

ويلاحظ فى الطور الإنفصالى نجد أن التحديد الدقيق لمنطقة منظم النوية غير واضح تماما حيث أن الكروموسوم يكون فى هذا الطور منضغطا والنوية غير موجودة . وفى الطور النهائى عندما تفقد الوسادة الكروموسومية قابليتها للصباغة وتختفى نجد أن النوية تأخذ فى الظهور ويكون ظهوها مرتبطا بالكرومونيمات عند أو قريبا من ذلك الحز . ويجب ملاحظة أن المادة الكروماتينية للنوية مستخلصة من كل الكروموسومات المتواجدة فى النواة ولكن بطريقة ما فإنها تتجمع وتنتظم كنوية فى المنطقة النووية فقط . ولهذا يبدو أن محتويات النوية تنتقل اليها من الكروموسومات .

الجسم النجمى(المطهر) Sateuite :

تعرف القطعة الصغيرة من الكروموسوم التى تلى المنطقة النوبية بالجسم النجمى أو ترابانت (شكل ٩٦) والجسم النجمى هو زائدة مستديرة أو مستطيلة تتصل ببقية جسم الكروفوسوم بخيط كروماتينى رقيق . وحجم الجسم النجمى متغير وقد يكون الخيط الكروماتينى قصيرا أو طويلا ولكن هذه الصفات تكون ثابتة دائما بالنسبة لكل كروموسوم معين . ففى الكروموسوم النويى فإن المنطقة المكونة تقع فى الجزء الذى يتصل به الجسم

النجمى بالكروموسوم . ويعتقد أن المنطقة التى تنتج النوية تتكون من :

أ - منظم النوية Nucleolar ogranizor : وهى المنطقة التى تقع فى نهاية الكروموسوم وتتصل ببقية جسم الكروموسوم بواسطة الخيط الكروماتينى .

ب - الجسم النويى Nucleolar body وهو جزء النوية الذى يبدأ تكونها قبل ظهورها نفسها بصورة كاملة .

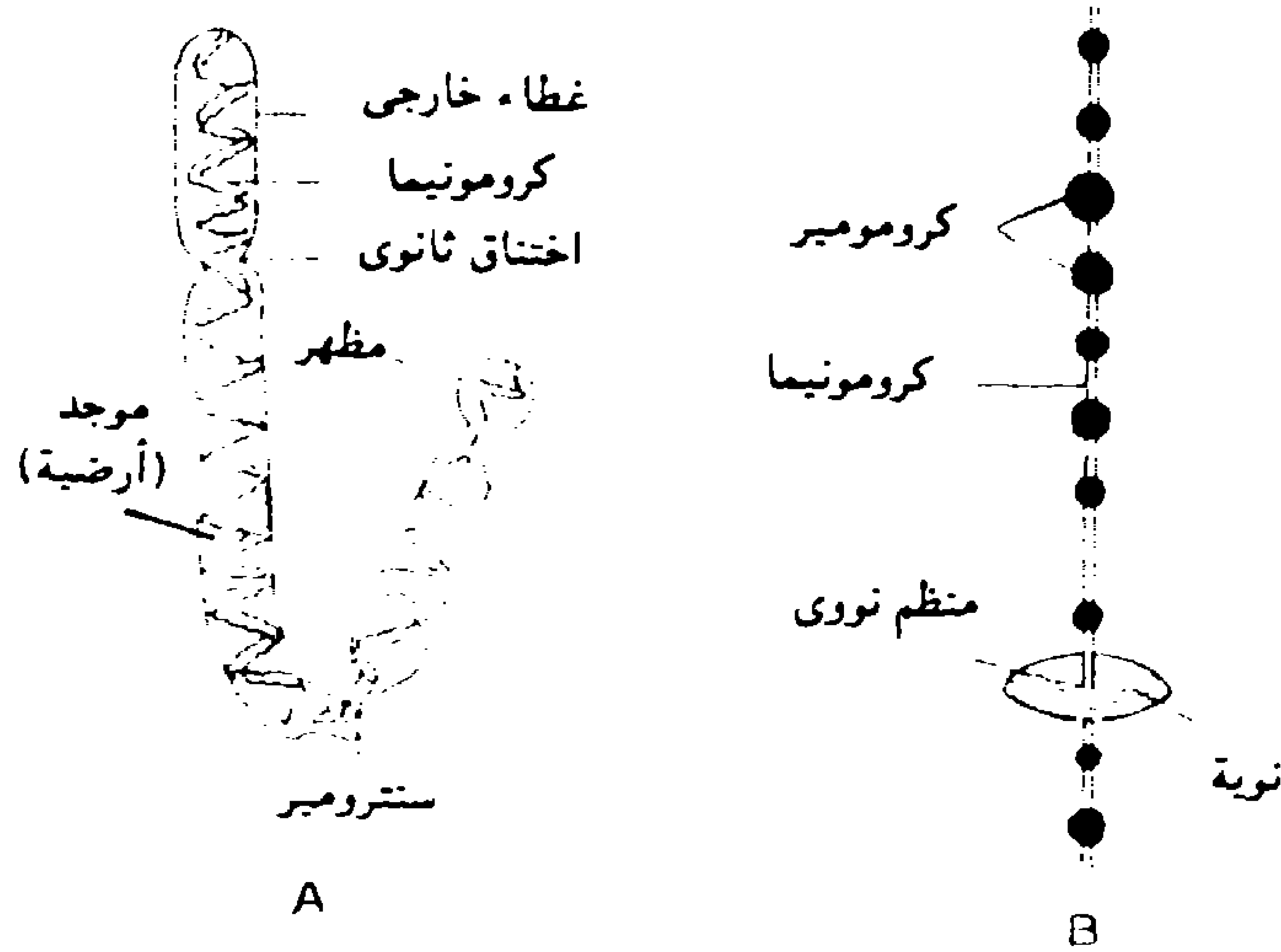
جـ - خيط الجسم النجمى Filament of the satellite وهو امتداد الكرومونيما بدون الوسادة وهو تكوين دائم الكروموسوم .

الكاريوتيب أو الثوابت أو النموذج الكروموسومى Karyotype :

هى أهم المميزات التى تعرف وتحدد فردية الكروموسومات بعضها عن بعض فى الإنقسام غير المباشر (الميتوزى) وتشتمل على عددها ، الحجم النسبى ، التركيب ، السلوك والتنظيم الداخلي بجانب مميزات وصفات أخرى مثل الإنقباض الخطى ودرجة الحلزنة spinal coiling وغيرها .

عدد الكروموسومات : عدد الكروموســومات ثابت فى كل الخلايا الجسمية للنواع الواحد . وهذا العدد ليس ثابتا فقط فى الخلايا الجسمية بل نجد أيضا أن المجموعة الكروموسومية متشابهة أيضا ، أى أن كل خلية جسمية بها العدد الثابت للنوع كما أن المجموعة الكروموسومية متشابهة أيضا من حيث الشكل والحجم . وتوجد الكروموسومات فى معظم الخلايا الحيوانية للنوع الواحد على هيئة ازواج ويتشابه الفردان بالنسبة لكل زوج من أزواج الكروموسومات تشابها تاما فى الشكل والحجم وإن كان كل زوج يختلف عن أزواج المجموعات الكروموسومية الأخرى فى النوع الواحد . ولذلك يطلق على كل زوج بأنها كروموسومات متناظرة homologous chromosomes ولهذا فان مجموعة الكروموسومات الجسيمة هى مجموعة مزدوجة Diploid set (2n) تتكون من مجموعتين فرديتين haploidsets (n) ؛ احدى هاتين المجموعتين تأتى من الأب عن طريق الحيوان المنوى وتسمى الكروموسومات الأبوية paternal chromosomes وتأتى المجموعة الأخرى من الأم عن طريق البويضة ، وهى الكروموسومات الأموية maternal chromosomes .

الشكل : شكل الكروموسومات مميز لكل نوع وقد يتغير هذا الشكل تحت تأثير العوامل الكميائية أو الإشعاع . وقد تحدث مثل هذه التغيرات من وقت إلى آخر بصورة تلقائية .



(شكل ٩٧)

(A) شكل يوضح التركيب الداخلي للكروموسوم (B) رسم يبين الكروموسوم في المرحلة البينية

وتعتمد المقاييس التي تستخدم في التعرف المورفولوجي على الكروموسومات أساسيا على موقع السنترومير والقطعة المركزية وعلى الحز الثانوي وموقع الجسم النجمي وبعض المعايير الأخرى .

الحجم : حجم الكروموسومات ثابت ونسبي وهام جدا في تحديد فردية اعضاء المجموعة الكروموسومية . وتختلف الأبعاد النسبية للكروموسومات عادة فيما بينها . وقد يتراوح طول الكروموسوم بين ٢، الى ٥٠ ميكرون . ويتراوح قطره بين ٢، إلى ٢ ميكرون .

هذا وتطلق كلمة " كاريوتيب Karyotype " على مجموعة الثوابت أو الصفات التي يجب أن تؤخذ في الإعتبار عند التعرف على المجموعة الكروموسومية والكاريوتيب (شكل ٩٨) خاصية مميزة للفرد والعنصر والجنس أو التجمعات الاكيز ويمثل الكاريوتيب

عادة بشكل يعرف بالإيديوجرام idiogram الذى يتضمن ترتيب الكروموسومات حسب نظام عالمى متفق عليه . ويمكن عن طريقه التعرف - ليس فقط على جنسه (ذكر أم انثى) ولكن ما اذا كان سليما وراثيا أو ان به شذوذا وراثيا ام مرضا وراثيا .

التركيب الداخلى للكروموسومات Internal structure of chromosomes :

يمكن دراسة التركيب الداخلي للكرورموسومات باستخدام طرق خاصة مثل انعكاس أشعة إكس واستخدام الميكرسكوب المستقطب والميكروسكوب الالكترونى أو الأشعة فوق البنفسجية بواسطة التحليل الضوئى وكذلك كيمياء البروتين ودراسة الإنزيمات وتمكن هذه الوسائل من توضيح خيط دقيق يعرف بالكرومونيما chromonema التى تلتف التفافا حلزونيا على طول الكروموسوم . وتوجد الكرمونيما مغمورة فى وسادة matrix تغطى من الخارج بجليد رقيق pellicle وتعمل الوسادة كمادة حشوية تغطى الكرومونيما وتعطيها شكلها الحلزونى .

وتتواجد الكرومونيما فى كل مراحل دورة النواة . ويفترض أن الكرومونيما هى التى تحمل الجينات أو الكروموميـرات وتبدو الوسادة واضحة فقط فى بعض أطوار الانقسام الميتوزى . ويجب الإشارة إلى أن الكروموميرات التى تقع على طول الكرومونيما تبدو مرئية أثناء الطور التمهيدى عندما تكون الخيوط محتوية على المادة الكروماتينية بنسبة أقل ولكنها قلما ترى اثناء الطور الانفصالى . ويجب ملاحظة أن بعض علماء الخلية ينكرون وجود الوسادة ولكن رؤية الحلزون فى كثير من الكروموسومات أثناء الطور الاستوائى يبدو كدليل يثبت وجود الوسادة .

ويشتمل الكرموسوم على لفتين : لفات رئيسية major gyres تتراوح من ١٠ - ٣٠ ثنية ولفات صغرى minor gyres عمودية على اللفات الرئيسية وتتكون من ثنيات صغيرة . ويعتمد عدد الثنيات فى اللفات الرئيسية على طول الكروموسوم ، فالكروموسوم الطويل قد يحتوى على ٢٠ - ٣٠ ثنية بينما قد لا يحتوى الكروموسوم الصغير على أية ثنية كاملة .

ويرجع انقباض الكروموسوم أثناء الطور التمهيدى للإنقسام الى درجة التفاف الكرومونيما التى ينتج عنها التركيب الحلزونى إلا فى موضع الإتصال بالخيوط المغزلية لذلك على هيئة حزم أو اختناق صغير constriction .

وتظهر طرق التثبيت العادية الكروموسومات الاستوائية على هيئة قضبان متجانسة غير أنه باستخدام طرق تثبيت خاصة (التثبيت فى ماء مغلى أو المعاملة ببخار الأمونيا أو الأحماض القوية أو بطريقة فصل الكروموسومات) تظهر أن كل كروماتيده فى الطور الاستوائى تلتف لتكون حلزونا . ويعتقد العالم هوايت أن هذا هو تركيب حقيقى فى الحالة الحية وأن الطرق الخاصة المثبتة تعمل الى حد ما على فصل هذه الثنيات الكروموسومية وبهذا يظهر التركيب الحلزونى . وبمعنى آخر أن هذه الحلزونات لا ترى عادة الا فى الحالة الحية ولا فى التحضيرات المثبتة بالطرق العادية ، ويرجع هذا الى وجود ثنيات الحلزون متصلة ببعضها البعض . وعلاوة على ذلك فقد وجد أن هناك كمية معينة من الحامض النووية تغطى كل هذه التراكيب . وفى النباتات ذات الكروموسومات الضخمة مثل النرجسيات ، فإن التركيب الحلزونى يرى عندئذ بوضوح .

وتمثل الالتفافات عادة صفة يتميز بها كروموسوم ما . وفى بعض الحالات فإن اتجاه الالتفاف يكون موحدا فيكون فى اتجاه عقرب الساعة . وفى بعض الحالات الأخرى فإن هذا الاتجاه يختلف ويتنوع فى الأجزاء المختلفة من الكروموسوم حيث يكون فى اتجاه عقرب الساعة فى منطقة معينة وعكس إتجاه عقارب الساعة فى منطقة أخرى . وقد يتغير اتجاه الالتفاف عند نقطة اتصال المغزل - ولكن هذا ليس ظاهرة أساسية . ويجب ذكر أن الكروماتيدتين لزوج معين من الكروموسومات قد تلتف منفصلة الواحدة عن الأخـرى أو قد تلتفان مع بعضهما . ويبدو الكرموسوم فى الحالة الأولى على هيئة 8 فى القطاع العرضى ولكن فى الحالة الثانية فإن الكروموسوم يبدو مكونا من شكلين مستديرين أو بيضاويين داخل بعضهما . ويتعرض الكروموسوم فى الطور النهائى لعملية عدم تكدس اللفات الحلزونية وتفككها .

وعندما تطول المرحلة البينية فإن التركيب الحلزونى قد يختفى قبل بداية الطور التمهيدى ولكن عندما تكون المرحلة البنية قصيرة فان كرموسومات الطور التمهيدى المبكرة تلتف فى حلزون غير متماسك والتى أطلق عليها دارفنجنون (١٩٣٥) " رفاة الحلزون " relic spiral أو بقايا حلزون الطور الإستوائى السابق . وتختفى بقايا الحلزون باقتراب منتصف الطور التمهيدى وعنئذ يبتدئ الحلزون الجديد فى التكوين والنمو فى نهاية هذه المرحلة ويتم تكونه فى الطور الاستوائى . لذلك فإن هناك نوعين من الحلزونيات :النوع الأول

وهو حلزونيات بدأ به الطور التمهيدى المبكر والنوع الثانى الذى يتكون فى نهاية الطور التمهيدى ويكتمل فى الطور الإستوائى . ولهذا فإن حلزونيات الطور الإستوائى ليست استمرارا لحلزونيات الطور التمهيدى .

اختلاف تركيز الصبغ Heteropyknosis :

أظهرت كروموسومات معينة فى بعض الحالات - أن أجزاءا معينة منها لها قابلية للأصطباغ بطريقة تختلف عن بقية مناطق الكروموسومات فى النواة الواحدة وأثناء طور أو أطوار معينة من انقسام الخلية . وتعرف هذه الظاهرة بأنها " اختلاف تركيز الصبغ " heteropyknosis . وعند انصباغ كروموسوم أو جزء منه كثافة أشد من مناطق أخرى من الكروموسومات يطلق على هذه المناطق بأنها " ايجابية اختلاف تركيز الصبغة " Positively heteropyknotic واذا صبغت صبغا خفيفا فيطلق عليها بأنها " سلبية اختلاف تركيز الصبغة " (negatively heteropyknotic) - شكل

وظاهرة اختلاف تركيز الصبغة ظاهرة عامة بين الكروموسومات الجنسية ولكنها لوحظت أيضا في الكروموسومات الجسمية فى بعض الحالات مثل القنفد حيث وجد كروموسوم جسمى له " سلبية اختلاف تركيز الصبغة " فى الطور الاستوائى للإنقسام الاختزالى الأول (سايز ودوجاس ودى دويرتس ١٩٣٦) .

والمعروف أنه يوجد نوع واحد من اختلاف تركيز الصبغة فى أنوية خلايا الكائن الواحد ، غير أنه وجد فى نوع من الجراد كلا من ايجابى وسلبى اختلاف الصبغة معا فى المراحل المختلفة لنمو الخلايا الجرثومية فى الذكر . وأحيانا تعرف المناطق الكروموسومية التى تصير مختلة الصبغة فى بعض مراحل الإنقسام النووى بأنها غير متجانسة أو خاملة الكروماتين heterochromatic بينما تسمى المناطق التى يقل فيها أو تنعدم الصبغة فتعرف بانها " حقيقية الكروماتين أو الكروماتين الفعال " enchromatic. ويقصد عادة بالكروماتين الخامل أجزاء الكرموسومات التى بقيت مركزه أو متكدسة فى المرحلة البينية مكونة النويات الكاذبة أو المراكز الملونة chromocentres ويعتبر الكروماتين الخامل حالة كرموسومية وليس بمادة خاصة .

الكروماتين الجنس (جسم بار) Sex chromatin (Barr body) :

لاحظ العالمان بارويرترام (١٩٤٩) لأول مرةوجود جسم صغير كروماتينى مصبوغا صبغا قاتما فى الخلايا العصبية لأنثى القط لا يوجد هذا الجسم فى الخلايا المماثلة للذكر .

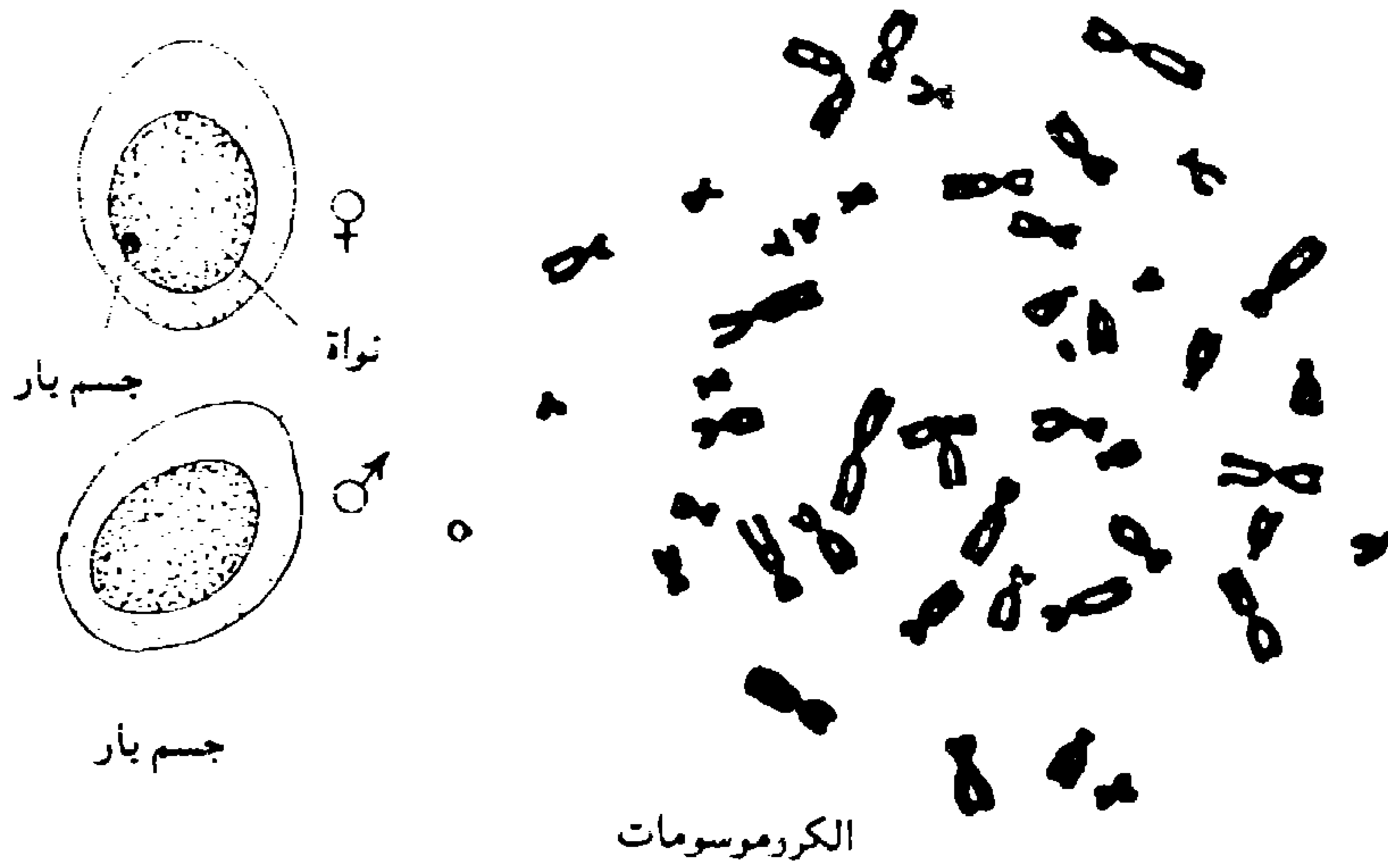
ويقع هذا الجسم على السطح الداخلى للغشاء النووى . وقد قام هذان العالمان بدراسات واسعة على أنواع أخرى من الخلايا فى أنواع أخرى من الحيوانات ، وقد استطاعا دائما توضيح هذا الجسم داخل الانوية . وقد أطلق على هذا الجسم " جسم بار " (شكل ١٠٤) وقد أصبح معلوما أن ظهور جسم بار فى خلايا الإناث ينتج عن وجود كروموسوم (كروموسوم جنسى) تكون فى اللفات الحلزونية ومكدسة بإحكام . ويمتد هذا الحلزون إلى مسافة كبيرة من الكروموسوم أو بأكمله فى الطور البينى . ونتيجة لهذا التحلزن المحكم فإن الكروموسوم يصبغ بشدة ليكون جسم بار ومن المعروف أنه فى حالة وجود كرموسومين جنسين ٢ x فإن واحدا منهما فقط هو الذى يوجد فى حالة نشطة (كروماتين نشط) ويكون الكروموسوم الآخر فى حالة غير نشطة (فى حالة الكرماتين الخامل) . وفى هذه الحالة فقط يظهر جسم بار . وهذا يوضح عدم تواجد جسم بار فى الخلايا الذكرية التى يوجد بها كروموسوم جنسى واحد والذى يجب أن يكون فى مثل هذه الحالة موجودا فى حالة نشطة . والمعروف الآن أن جسم بار يتم اتخاذه كدلالة على جنس الجنين فى رحم الأم خلال الأسابيع الأولى من عمره .

التركيب الكيميائى للكروموسومات Cemistry of the chromosomes :

تتكون الكروموسومات من بروتينات نووية بمعنيان البروتينات البسيطة توجد متحدة بالحماض النووية .

ويتكون الجزء البروتينى أساسا من الهستونات فى جميع الخلايا ويظهر البروتامين protamine فقط فى الحيوانات المنوية للأسماك ولكن شدمان وشدمان (١٩٤٣) وصفا نوعا جديدا من البروتين يعرف بالكروموسومين chromosomin فى أنوية الحيوانات المنوية بجانب الهستونات وحامض دى أكسى ريبونيكييك .

وتتكون الأحماض النووية من تجمعات وحدات معينة تعرف بالنيكليتوتيدات nucleotides والنيوكليوتيده عبارة عن جزئ من حامض الفسوسفوريك وجزئ وسكر خماسى وقاعدة من البيورين أو البريمدين . وترجع قابلية الكروموسومات للاصباغ النووية - مثل الهياتكسلين - إلى وجود هذه المجاميع القاعدية .



الكروموسومات



نموذج كروموسومي للذكر

(شكل ٩٨)
الكروموسومات

ويعتقد بعض العلماء أن كروموسوم الطور التمهيدى يتكون من لييفات أو لويفات بروتينية تعرف بالكرومونيما chromonema فى بعض المناطق المعينة لهذه الليفيات مكونة مايشبه العقد التى تسمى بالكرموميرات chromomeres غير أن بعض العلماء يعتقد بأن هذه الكروموميرات ما هى إلا مناطق تراكم لفات الكروموسوم وتحتــوى المناطق بين العقدية (بين الكروموميرات) inter-chromomeres وهى المناطق الواقعة بين الكرومومبيرات على كمية قليلة من الحامض النووى أو قد لا يحتوى بالمرة على هذ الحامض ولهذا تبدو دائما عديمة اللون تقريبا فى التحضيرات المصبوغة . وهذا المظهر العقدى للكرموسوم يميز الطور التمهيدى للإنقسام الإختزالى كما أنه يشاهد أيضا فى الانقسامات غير المباشرة . وعندما يختفى الغشاء النووى فإن كمية الحامض النووى تزداد فى الكروموسومات . وحيث أن الحامض النووى يتواجد فى سيتوبلازم الخلايا سريعة الانقسام ولا يتواجد أو يكون بكمية قليلة جدا فى الخلايا التى توقفت عن الإنقسام لذلك فإنه من المحتمل أن يكون الحامض النووى قد أزيل من الستوبلادم وانتقل إلى الكرموسومات عند ابتداء عملية الإنقسام المباشر وكذلك فإنه ينتقل من الكروموسومات إلى الستوبلازم بعد كل إنقسام نووى .

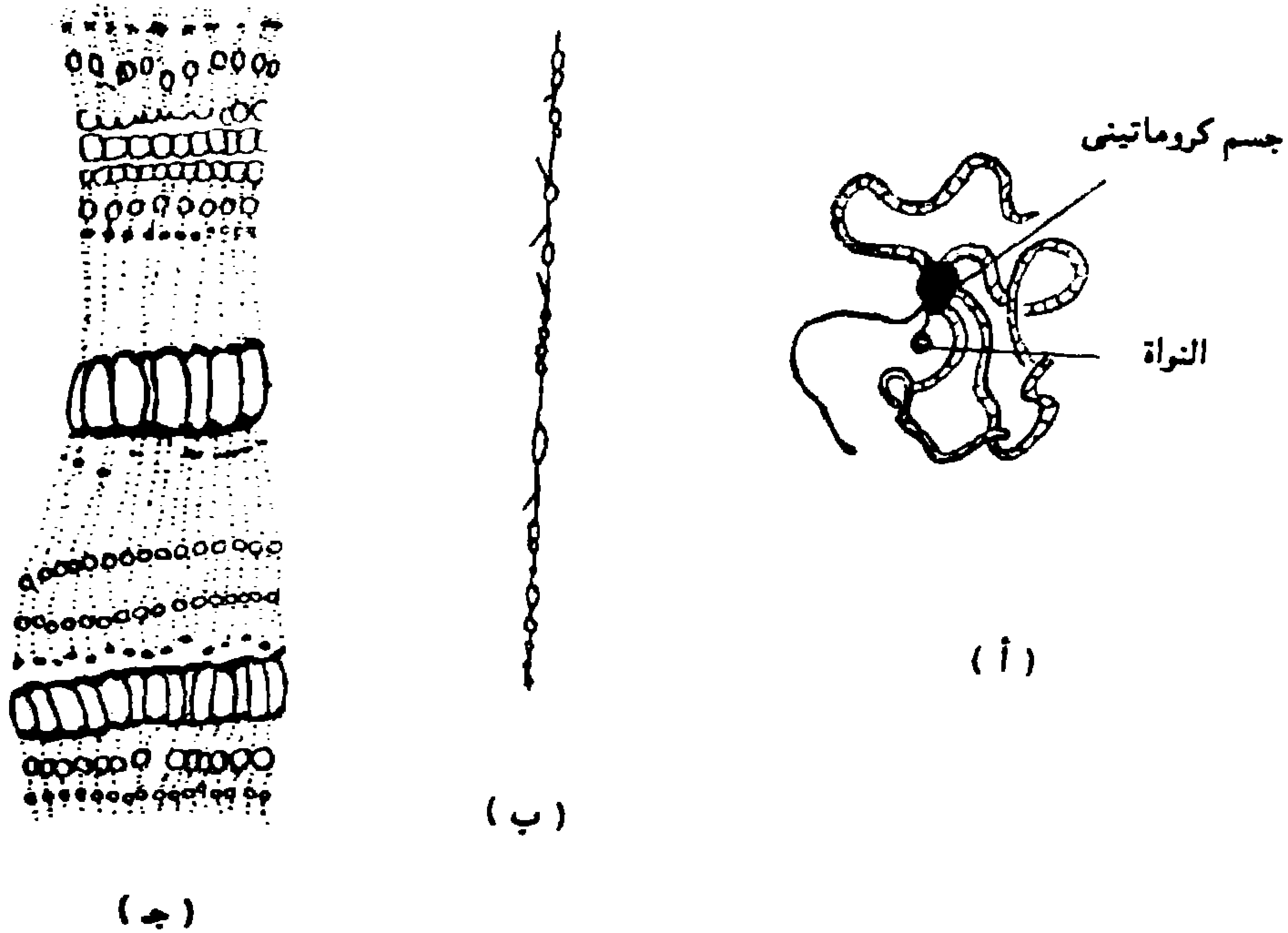
وتختفي النويات فى الطور التمهيدى للإنقسام وتظهر فى الطور النهائى وعادة ما تنشأ مرتبطة بمنطقة معينة على الكروموسوم تعرف " بالمنظم النووى nucleolar organizer وتحتوى النويات على حامض الريبونيكليك الذى يتميز به السيتوبلازم ولكن المحتمل ان يتحول نوعا الأحماض النووية كل إلى الآخر وان تلعب النوية دورًا فى نقل الحامض النووى من والى الكروموسومات .

الكروموسومات العملاقة Giant chromosomes

لوحظ فى بعض المراحل المعينة فى دورة حياة بعض الخلايا وجودكروموسومات ضخمة تسمى " الكروموسومات العملاقة giant chromosomes " تتميز بكبر حجمها بجانب كبر حجم كلا من النواة والخلية المحتوية عليها . وتشتمل الكروموسومات العملاقة على الكروموسومات عديدة التضام polytene التى توجد فى يرقات حشرات ربترا (ثنائية الأجنحة) Diptera فى الغدد اللعابية وكذلك الكرموسومات التى تسمى " فرشاة المصباح " lamp brush فى البويضات الأولية فى بعض الحيوانات .

الكروموسومات عديدة التضام Polytene :

يعتبر بالبيانى (١٨٨١) أول من اكتشف الكروموسومات العملاقة عديدة التضام فى خلايا الغدد اللعابية ليرقات بعض الحشرات . وقد قام بعض علماء الخلية مثل هايتزوباور ١٩٣٣ بينتر ١٩٣٤ وكلر ١٩٣٥ بعد ذلك دراسة هذه الكروموسومات وبيان أهميتها بالنسبة للوراثة السيتولوجية حيث أن كروموسومات الغدد اللعابية عادة ما تتكون من أزواج من كروموسومين متناظرين ومتلاصقين وهذان الكروموسومين يظهران كما لو أن بهما شرائط أو أقلام عرضية نتجت من تبادل قطع قابلة للصبغة وأخرى غير قابلة للصباغة وهذان الكروموسومان النظيران يشبهان فى كثير من الأوجه تنائيات الطور الضام .



(شكل ٩٩)

(أ) منظر الكروموسومات العملاقة فى خلايا الغدة اللعابية فى ذبابة الفاكهة (دروسوفيلا) .

(ب) شكل تفصيلى يوضح الكرموميرات .

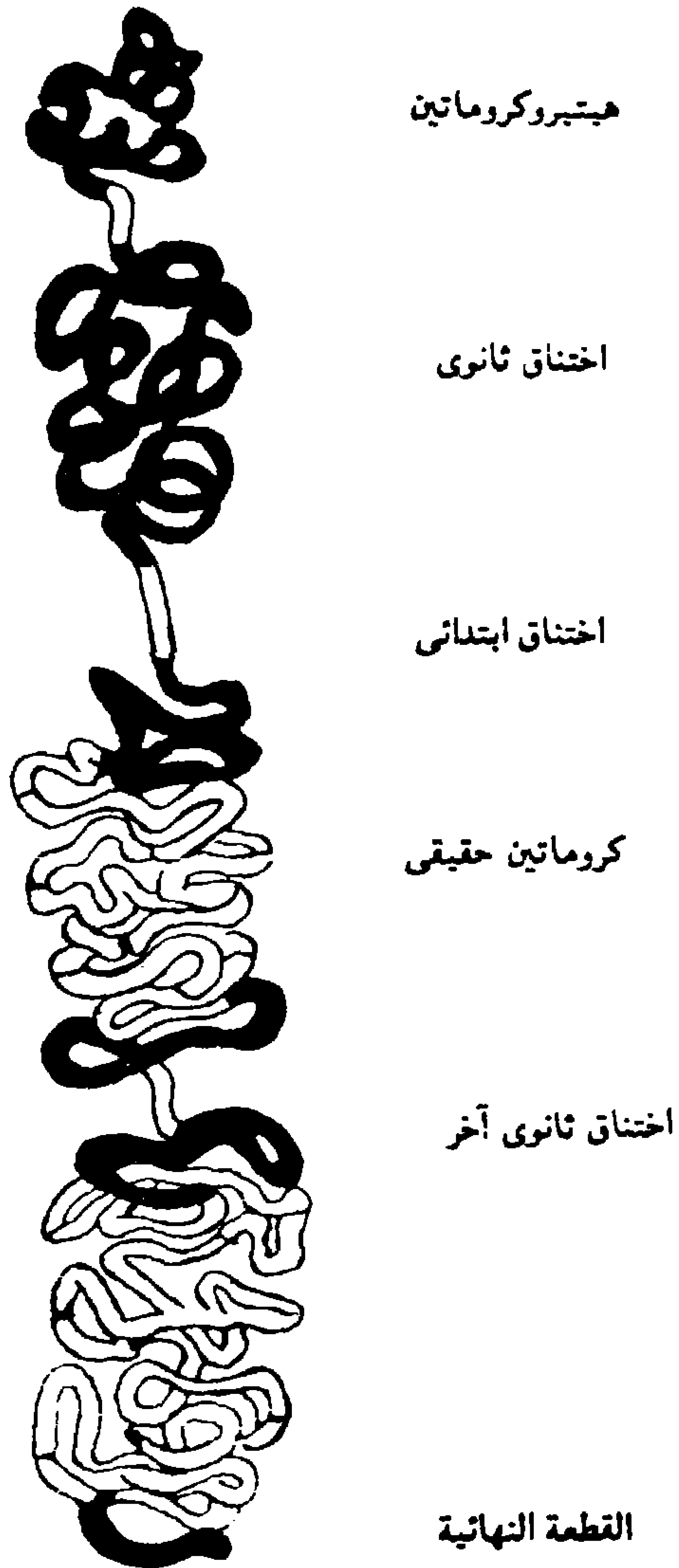
(جـ) منظم الكرومونيما والكروموميرات .

ويطلق بعض المؤلفين على هذه الكروموسومات العملاقة تسمية أو " اصطلاح الكروموسومات عديدة التضام " polytene chromosomes لأن وجودها غير مقصور على أنوية الغدد اللعابية لثنائية الأجنحة ولكن توجد فى أنسجة أخرى مثل خلايا طلائية المعى ، وأنيبيبات ملبيجى ، كما توجد في الخلايا العصبية . وفى هذه الحالة فإن كل كرموسوم يزدوج بإحكام بنظيره بمعنى أن كل كروموسومين نظيرين يلتصقان التصاقا تاما علي امتداد طولهما ولذلك فإن عدد الكروموسومات يبدو فردى العدد وليس بالزوجى . ويلتف الكروموسوم التفافا حلزونيا حول نظيره الآخر كالحبل المجدول . لكن يجب ملاحظة أن هذه الكروموسومات لا تلتف التفافا حلزونيا محكما . ويبلغ طول هذه الكروموسومات ٥٠ مرة بالنسبة لطولها فى الطور النهائى للإنقسام الميتوزى .



(شكل ١٠٠)
صورة للكروموسومات العملاقة فى الغدد اللعابية لذبابة الفاكهة

وقد فسر بنيان (تركيب) هذه الكروموسومات العملاقة على أساس أنه حدث فى الكروموسومات العادية انقسامات طولية متتابعة إلى أن تكون كتلة غير منتظمة تشبه الحبل . ومن ثم أطلقت عليها تسمية "الكروموسومات العملاقة " عند جرش (صحن أو طحن) crush كروموسومات الغدد اللعابية تحت غطاء الشريحة وصبغها بالصبغة المناسبة مثل صبغة الأستيوكارمين التى تستخدم للصبغة والتثبيت فإن هذه الكروموسومات تبدو مكونة من سلسلة من الشرائط المعتمة يفصلها عن بعضها مناطق غير مصبوغة تعرف بأنها بين عقدية أو بين الاشرطة interbands وبمعنى آخر فإن الكروموسومات العديدة التضام تظهر كأنها مخططة بوضوح تخطيطا عرضيا ، وهى على ذلك تشبه فى مظهرها الفصلات المخططة .



(شكل ١٠١)
شكل يوضح الكروماتين فى احد كروموسومات الثدييات فى المرحلة الاستوائية

والشرائط المعتمة غنية بالحامض النووى فهى تصبغ بشدة بالصبغات المميزة للأنوية الخامة بالنواة مثل صبغ فولجين Feulgen بينما نجد أن المناطق بين العقدية تحتوى على قليل من الحامض النووي وتبدو المناطق بين الشرائط ليفية المظهر أو اكثر مرونة عن الشرائط ولا تصبغ بالصبغات القاعدية وتختلف الشرائط عن بعضها نتيجة لتراكم الكروموميرات . وهناك بعض الشرائط الكبيرة خاصة تلك التى تتواجد فى المناطق الخاملة من الكروموسوم ، تتكون من كروموميرات حوصلية يطلق عليها أحيانا الكروموميرات غير المتجانسة أو الهيتروكوموميرات heterochromomeres وتتركب بعض الشرائط السميكة من شرائط رقيقة بها العديد من المسافات بين العقديية القصيرة .

وتختلف شرائط الكروموسوم البوليتينى عن بعضه فى الحجم على أنها تحتل مكانا مطابقا فى الكروموسومين النظيرين . ويكون الموضع والحجم والعدد دائما ثابتا فى كروموسوم معين فى أى فرد من أفراد النوع الواحد . ولهذا فإن الخرائط الكروموسومية يتم تجهيزها من كروموسومات الغدد اللعابية لتظهر عدد وموضع الشرائط وعلي ذلك فإنه من السهل التحقق من عدم التنظيم والتغيير فى ترتيب الشرائط ترتيبا خطيا . وحيث أن بعض الشرائط السميكة تكون مركبة بمعنى أنها تتكون من عدد كبير من الشرائط الدقيقة الملتصقة بعضها البعض فإنه من الصعب التعرف على عدد الشرائط فى أى كروموسوم . ويبلغ مجموع عدد الشرائط فى الكرموسوم الجنسى (x) للدوسوفيلا ميلانوجستريربو على ٤٠٠ شريطا . وغالبا ما تكون هذه الشرائط مزدوجة بمعنى أن كل شريطين متجاورين يكون لهما نفس السمك ويعتبر كل شريط قرصا حيث أنه يمتد ويحيط بالكروموسوم . علاوة على ذلك فإن كل شريط يتكون من حبيبات عديدة (حوالى ٢٥٦ فى حشرة الكيرومونس) تلتحم ببعضها البعض لتكون منبعجة عرضيا . وتتصل حبيبات الشريط الواحد بحبيبات الشريط الذي يليه بواسطة خيوط دقيقة على كل من الجانبين .

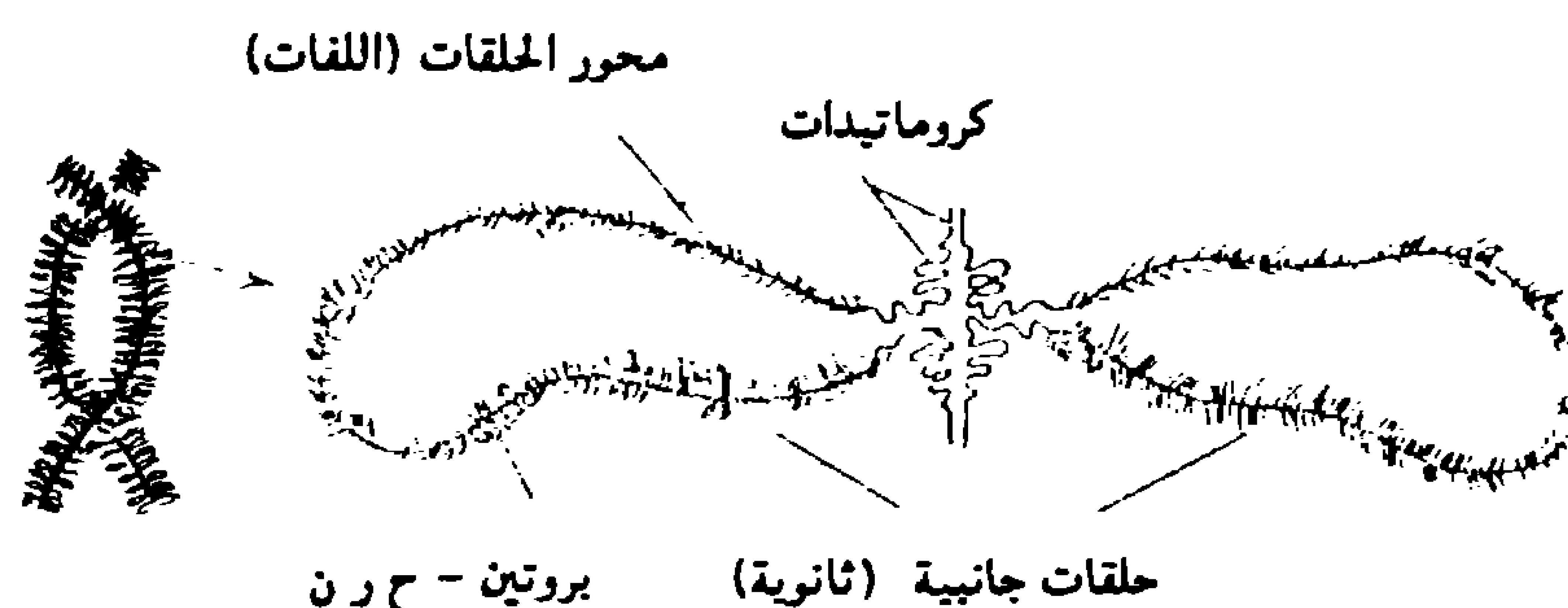
ويلاحظ فى الرووسوفيلا أن المناطق الهيتيروكروماتينية التى توجد حول السنترومير (القطعة المركزية) تلتحم ببعضها نتيجة لتناظرها لتكون كتلة واحدة تعرف بالكروموسنتر chromocentre تتصل بها النوية بواسطة خيط معين (شكل ٥-١٠) وفى بعض الحشرات ثنائية الأجنحة مثل كروموسومات الغدد اللعابية للكيرموناس نجد أنها منفصلة وغير مرتبطة ببعضها ولهذا فان الكروموسنتر يكون غائبا . وعدم وجود الكروموسنتر فى مثل ثنائية

الأجنحة يحتمل أن يرجع إلى نقص المناطق المتناظرة حول السنترومير (القطعة المركزية) ولدراسة كروموسومات الغدد اللعابيـــة أهمية كبرى بالنسبة للتعرف على التركيب الكرموسومى .

طبيعة الكروماتين فى الكروموسومات البوليتينية :

Chromatin nature of polytene chromosomes

تتركب بعض شرائط الكروموسومات البوليتينية " الكروماتين الحيقى " enchromatin ، بيننما يتكون الآخر من " الكروماتين غير المتجانس " heterochromatin .



(شكل ١٠٢)
الكرموسومات الفرجونية

ويعتبر كاسبرسون (١٩٥٠) أن مناطق الكيروماتين الحقيقى تحتوى على حامض دى أكسى / بيونيو كليك (ح ر ن) DNA متحدا بالهستونات وتعطى تفاعلا قويا مع محلول " جمورى للفسفاتيز القاعدى " . وتعتبر هذه المناطق بأنها هى التى تحمل معظم الچينات أما المناطق الهيتروكروماتينية فإنها تحتوى ايضا على DNA ولكن كميته معرضة لتغيرات كثيرة حسب الاحوال الوظيفية أو المرضية . فمثلا وجد أن المعاملة بالتبريد تسبب نقصا في ح ر ن (DNA) . ولهذا فإن هذه المناطق تصبغ بدرجات متفاوتة تبعا لكمية DNA . وتعرف هذه الظاهرة بالهتروبكنزية الموجهة Positive heteropyknosis أما تلك المناطق التى تصبغ صبغا

خفيفا فتعرف بالهتروبكنوزية السلبية Negative heteropyknosis للمناطق ، أما المناطق غير المصبوغة أو المناطق بين العقدية فهى سلبية لصبغة الفولجين والتى تدل على غياب حامض DNA .

الكروموسومات الفرشائية (فرشاة المصباح) Lampbrush chromosomes :

هذه الكروموسومات أكثر طولا من الكروموسومات البولينتية . وتشاهد فى خلايا أم البويضات أثناء الانقسام الإختزالى الأول . وتتميز هذه المرحلة بأن عملية النسخ تبلغ مداها فى هذا الوقت ويتكون كل كروموسوم فى هذه الكروموسومات من محور وسطى يحمل العديد من الفروع الجانبية (شكل ١٠٣) ويكتسب الكرموسوم شكل فرشاة الأنبوبة أو فرشاة المصباح . وترجع زيادة نمو هذا النوع من الكروموسومات إلى زيادة حجم الكرمونيماتا .

الفصل السادس عشر

التركيب الكيميائى والجزيئى للنواة

CHEMICAL AND MACROMOLECULAR ORGANIZATION OF THE NUCLEUS

تعتبر وظيفة النواة من زاوية التركيب الكيميائى والترتيب الجزيئى أساسا لحقل جديد من الدراسات يعـــرف " بالوراثة الجزيئية " molecular genetics وهـــذه الحقـــول الجديدة (الفسيولوجيا النووية والوراثة الجزيئية) تبحث عن الكيفية التى تنظم بها الأنشطة الخلوية وفى هذا المجال ، فإن الباحثين يركزون اهتماماتهم على دور الأحماض النووية فى العمليات الوراثية .

دراسة كيمياء نواة الخلية

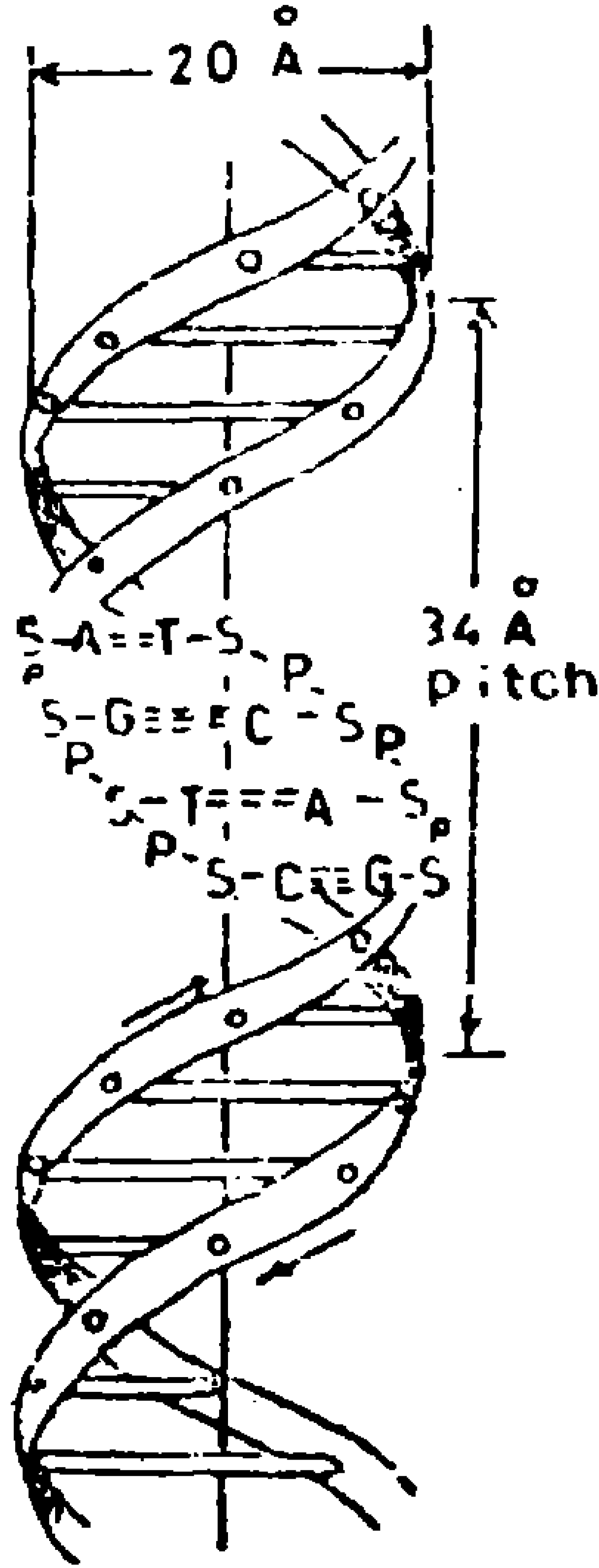
: Cytochemistry of the nucleus

عند دراسة البناء الكيميائى للنواة يتبع عادة منهاجان رئيسيان وهما :

(١) وسيلة الكيمياء الحيوية التى تعتمد على فصل عدد كبير من الأنوية لكي يسمح ذلك بتحليلها باستخدام الطرق الكيماوية الحيوية .

(٢) الطرق السيتولوجية والتى تستخدم فيها الطرق السيتوفوتومترية والطرق السيتوكيميائية والوسائل الإشعاعية .

ويتبين من هذه الدراسات أن النواة تتكون من تراكيب كيميائية معقدة من أهمها البروتينات النووية . وتنتج البروتينات النووية من اتحـــاد الأحمـــاض النووية ح ر ن RNA ،



(شكل ٢٠)
الحلزون المزدوج لمادة ح د ن

ح د ن DNA) بالبروتين ويشتمل الجزء البروتينى على العديد من المكونات مثل البروتامين القاعدى والهستونات بالإضافة الى العديد من البروتينات الحامضية والتى تعرف **بالبروتينات اللاهستونية** non-histone proteins .

وعلى ذلك يتلخص التركيب الكيميائي للنواة فيما يلى :

١ - حامض دى أكسى ريبونيو كليك - ح دن (DNA)

٢ - حامض ريبونيكليك (ح ر ن) (RNA)

٣ - البروتينات القاعدية : بروتامين وهستونات protamine and histones

٤ - البروتينات اللاهستونية أو البروتينات الحامضية (بقايا البروتين وكروموسامين والإنزيمات)

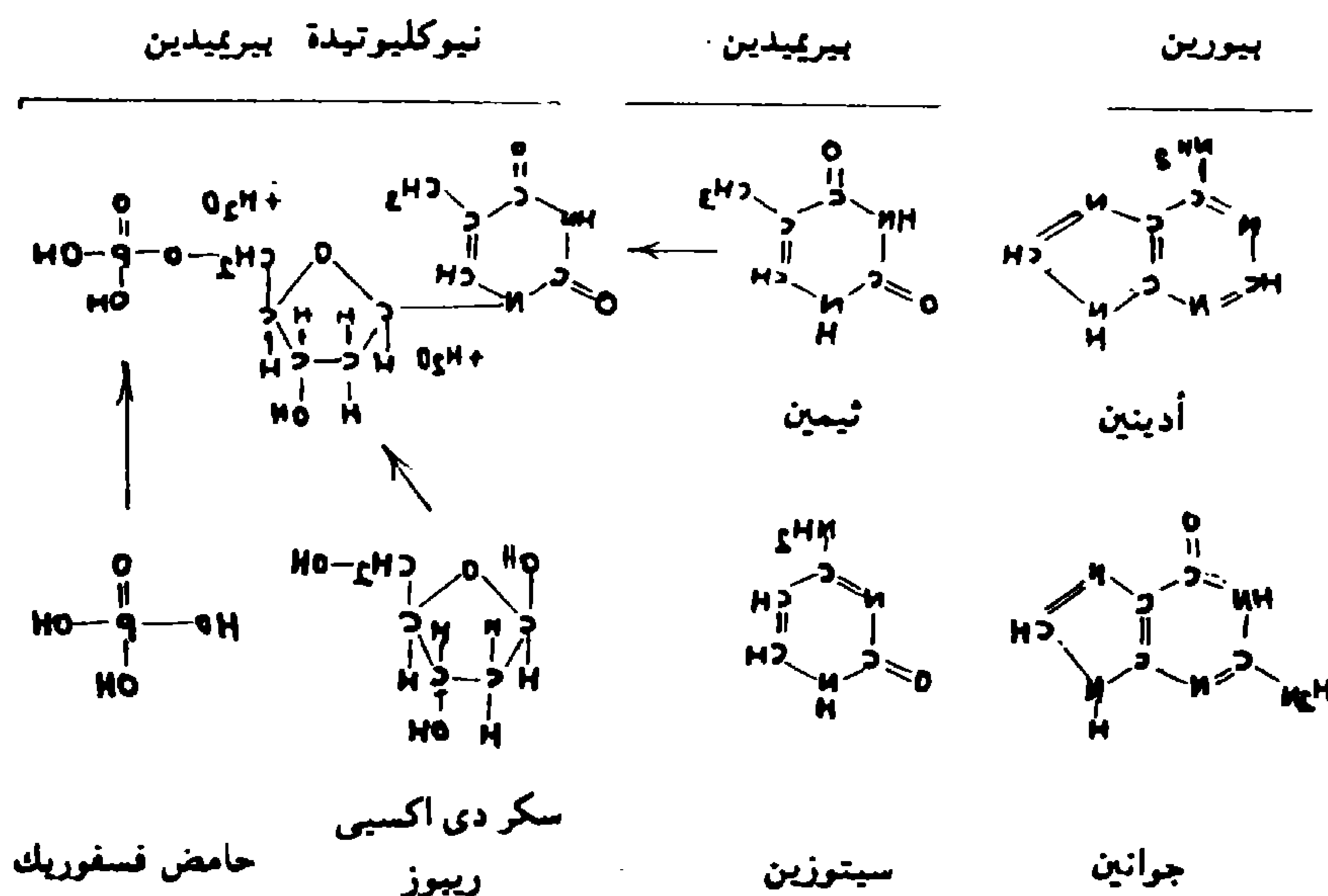
none-histoen proteins (residual protein-chromosamin and enzymes)

٥ - محتويات نووية اخرى other nuclear inclusions

١ - حامض دى أكسي ريبونيوكليك (DNA)

هذا الحامض له تركيب كيميائى معقد ويتكون من عدد كبير جدا من الجزيئات ، وكل جزئ عبارة عن سلسلتين تلتفان حول بعضهما التفافا حلزونيا مزدوجا وتتكون كل سلسلة من وحدات او **نيكليوتيدات** nucleotides متتالية . وتتكون النيوكليوتيدة (شكل ١٠٥) من **سكر خماسي** pentose sugar)دي زكسى ريبوز deoxyribose يرتبط بمجموعة فوسفات من جهة ويتصل من الجهة الأخرى **بقاعدة نيتروجينية** nitrogenous base (**بيورين او بيريميدين**) purine or pyrimidine. وترتبط النيوكليوتيدات بعضها البعض بواسطة ارتباط السكر الخماسى لنيكليوسيدين متتابعتين (اتحاد بين السكر الخماسي بقاعدة نيتروجينية) بواسطة رباط فوسفاتي . وتشتمل النيوكلوتيدات المختلفة التى تدخل في تركيب DNA على أربع قواعد نيتروجينية هي : **الأدينين** adenine (A) **والجوانين** (G) guanine وهما ينتميان الى مجموعة البيورين . **والثيمين** thymine (T) **والسيتوزين**

cytosine (C) وهى تنتمى الى مجموعة البيرمدين (شكل ١٠٥) ومجموعة البيرمدين أحادية الحلقة والاستدارة) monocyclic والحلقة سداسية الشكل ، بينما البيورين ثنائى الاستداره dicyclic بمعنى أنها تتكون من حلقتين سداسيتنين . وتختلف نسبة قواعد البيورين إلى قواعد البيرمدين في جزئيات ح د ن DNA المختلفـــة عـــلى أن كميـــة البيوريـــن تتســـاوى دائـــما مـــع كميـــة البيرميدين أى أن (A + G = T + C) .



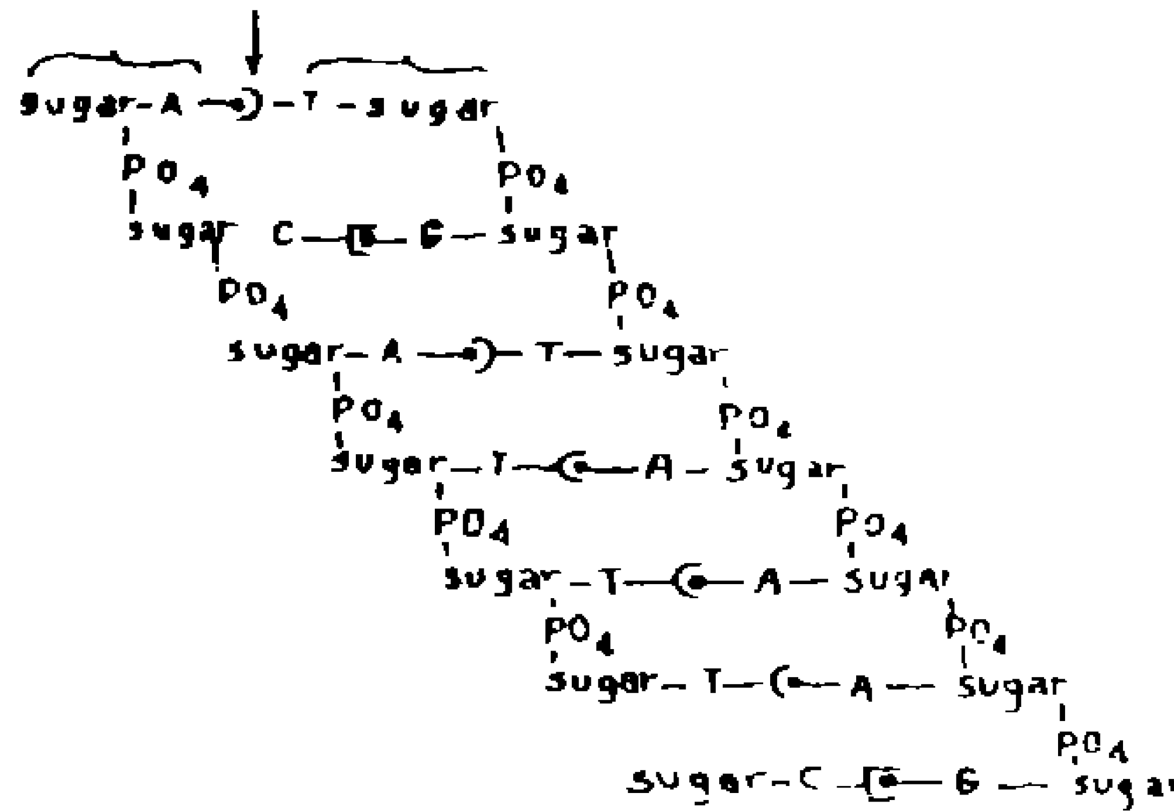
(شكل ١٠٤)
الوحدات البنائية للأحماض النووية

وعلاوة علـــى ذلك فإن كميـــة الأدينين تتساوى مع كميـــة الثيمين فى جزئ DNA (أى أن A = T) وأيضا فإن الجوانين والستيوزين يكونان متساويين (G = C) .

(رسم الجزيئات DNA)

وترتبط كل من سلسلتى جزئ DNA ببعضها البعض بواسطة ارتباط هيدروجيني

hydrogen bond بطريقة خاصة تسمح بان كل (A) على سلسلة ترتبط مع (T) على السلسلة الأخرى بينما كل (G) ترتبط مع (C) (شكل ١٠٥) . ولهذا فإن السلسلتين المكونتين لحامض دى أكسيى ريبونيكليك DNA تكونـــان متتامتيـــن لبعضـــهما البعض complementary strands .



(شكل ١٠٥) جزء من ح د ن

وتعطى الدرجة العالية للبلمرة فى DNA والتتابع المتباين للقواعد الأربعة على طول سلسلة DNA عددا كبيرا من جزيئات DNA مختلفة التركيب . ولهذا فإن عددا هائلا غير عادى من المعلومات الوراثية يمكن الحصول عليه نتيجة هذا التنظيم . ويعتبر DNA هو **الشفرة الوراثية** genetic code حيث انه مسئول مسئولية رئيسية عن تحديد ونقل الصفات الوراثية . وحيث ان كلا من حامض الفوسفوريك والسكر الخماسى يتواجدان بصورة تكرارية ثابتة فى ح د ن DNA فإن المعلومـــات تشفر coded فقط عن طريـــق تتابـــع الأربع قواعد (أدينين - وجوانين وسنوزين والثيمين) . ولذلك فإن " القاموس الوراثى " له لغة واحدة ذات أربعة أحرف .

استنساخ أو ازدواج ح د ن : Deplication of DNA

يحدث ازدواج جزيئات DNA أساسا مصاحبا لانقسام الخلية ، ففى عملية الإنقسام الميتوزى يلاحظ ان كمية DNA فى كل نواة من الأنوية الناتجة فى هذه العملية تكون متساوية . ويرجع هذا إلى أن جزيئات DNA مرتبة على المستوى الطولى للكروموسومات وانها تنشطر طوليا مع انشطار الكروموسوم كذلك من المعروف أن ألأنوية الناتجة من عملية الإنقسام الإختزالى يحتوى كل منها على نصف كمية DBA التى توجد فى النواة المزدوجة وذلك لأن كلا منها يحتوى على نصف عدد الكرموسومات .

وفى بداية الانقسام الميتوزى يحدث أن يتكثف DNA إلى خيوط كروماتينية ملتفة . ومن الواضح أن الخطوة الرئيسية فى هذه العملية هى ازدواج محتوى DNA فى النواة أولا .

ويعتقد أن هذا الازدواج يحدث قبل الانشقاق المرئى للكروموسومات . ومن المؤكد أن جزيئات DNA تزدوج داخل الكروموسومات قبل عملية انشطار الكروموسومات كما ذكرنا انفا ، والمعروف أن جزئ ح د ن يتكون من شريطين ملتفين حول بعضهما التفافا حلزونيا مزدوجا . وهذه الحلزونات ترتبط بعضها ببعض بأربطة ايدروجينية بين النيكليوتيدات بطريقة تسمح بأن يرتبط الجوانين (G) فى سلسلة بالرباط الايدرجينى بالسيتوزين (C) فى وحدة اخرى .

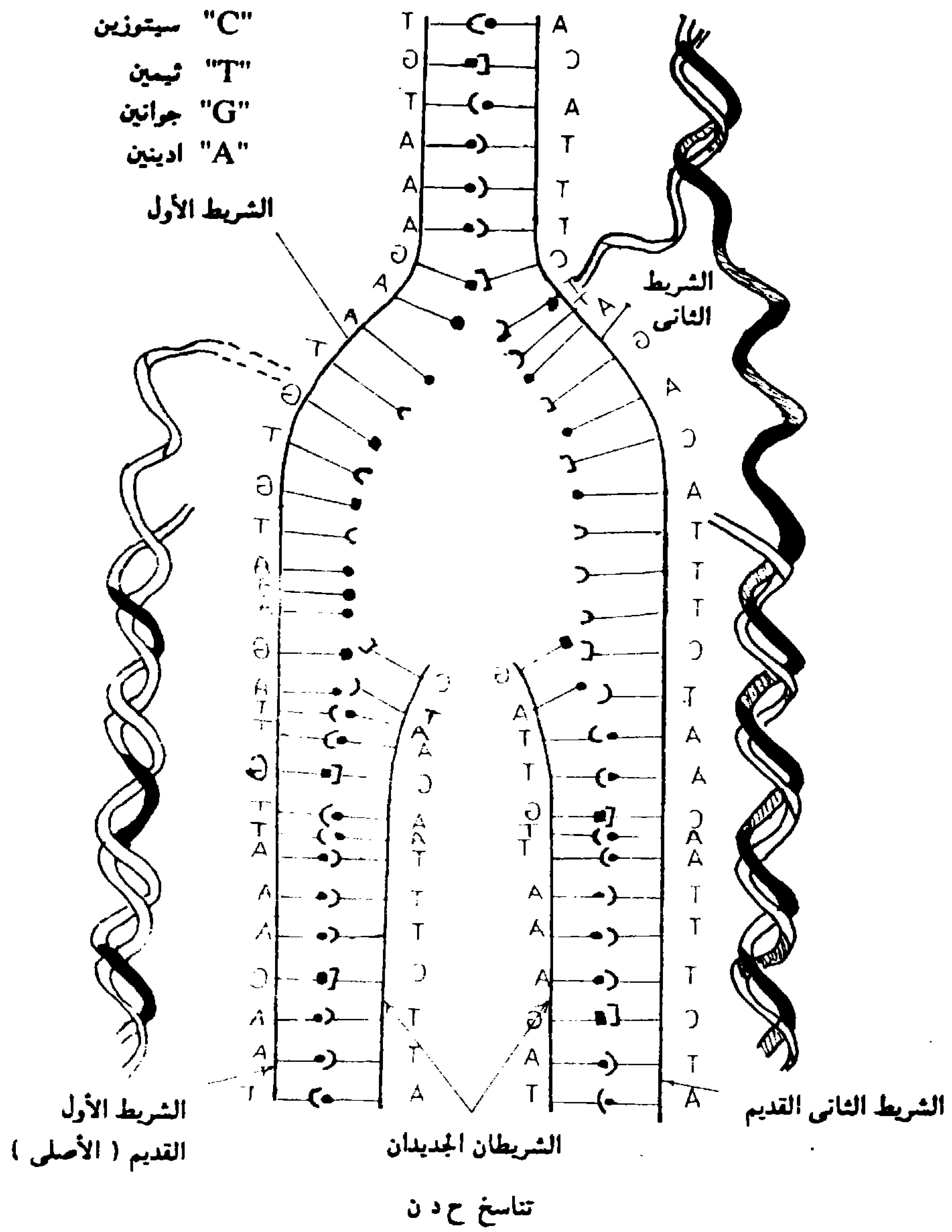
وتبدأ عملية الاستنساخ أو الازدواج بفك التفاف السلسلتين المتكاملتين لجزئ DNA عن بعضهما وبعد ذلك.تعمل كل سلسلة كدليل نهجى template لانتاج سلسلة متممة لها واثناء تكوين السلسلة الجديدة فإن (A) ستصبح مقابلا (T) فى السلسلة القديمة و (C) مقابلا (G) والعكس صحيح . وفى نهاية هذه العملية يتكون جزيئان من DNA ، ويحتـوى كل جزئ منهما على سلسلة قديمة old strand وأخـرى جديدة التكوين new strand ، وهى متممة للسلسلة القديمة . وبهذا يصبح كل جزئ مكونا لكروماتيدة واحدة ، وتنفصل الكروماتيدتان عن بعضهما البعض ليكونا كروموسومين آخرين ويجب ملاحظة أن ازدواج DNA ليس متطلبا لإنقسام الخلية لأنه فى بعض الحالات يتم حدوث الازدواج بدون أن يحدث انقسام للخلية ولكن العكس ليس صحيحا بمعنى أن انقسام الخلية لا يحدث دون ازدواج DNA مسبقا .

الشريط (الخيط) الثانى في جزيئ ح د ن الأصلى	الشريط الأول في جزيئ ح د ن الأصلى
A	T
C	G
A	T
T	A
T	A
T	A
C	G
C	G
T	A
A	T
A	T
A	T
G	C

(شكل ١٠٦) الخطوة الأولى فى تناسخ ح د ن

الشريط الثانى في جزيئ ح د ن الأصلى	شريط جديد	شريط جديد	الشريط الأول في جزيئ ح د ن الأصلى
A	T	A	T
C	G	C	G
A	T	A	T
T	A	T	A
T	A	T	A
T	A	T	A
C	G	C	G
C	G	C	G
T	A	T	A
A	T	A	T
A	T	A	T
A	T	A	T
G	C	G	C

(شكل ١٠٧) الخطوة التالية فى تناسخ ح د ن



(شكل ١٠٨) شكل يوضح خطوات تناسخ جزئى ح د ن

ازدواج الكروموسوم و DNA : Chromosomal duplication

يرى فى المرحلة التمهيدية لاول مرة تكثف وتجمع المواد الكروماتينية على هيئة خيوط ملتفة وحلزونية هى الكروموسومات . ومن المتفق عليه عامة أن الكروموسوم الذى يرى بالمجهر الضوئى هو فى حد ذاته تركيب مزدوج ، بمعنى أنه يحتوى على شريطين متكافئين يطلق عليها الكروماتيدات . والكروماتيدات هى التراكيب التى ستنفصل عن بعضها البعض كما سبق ذكره . وفى بعض الحالات اقترح أن كل من هذه الكروماتيدات هو نفسه مزدوجا مكونا انصاف كروماتيدات ، والتى يستنسخ كل واحد منها بحيث يحتوى كل حلزون كروماتيدى سلسلة جديدة وسلسلة قديمة من DNA .

وتفاصيل عملية الاستنساخ الحقيقية ليست معروفة حتى الآن . ومن رأى بعض العلماء أن السلاسلالمتممة التى عادة ما تكون ملتفة حول بعضها البعض يجب أن تدور عند نهاياتها الحرة لكى تنفصل عن بعضها قبل بداية عملية الاستنساخ . ويرى فريق آخر من العلماء أن السلاسل المتممة تنكسر وتنقطع عند كل ثنية وبذلك تنفصل عن بعضها ثم تستنسخ . وقد حور بعض العلماء الرأى الأول حديثا وأعلنوا أن عملية الازدواج جزئ DNA قد تحدث باستمرار بدون انفصال السلاسل عن بعضها . وقد تبدأ عملية الازدواج عند إحدى النهايات ،وبهذا تنفرج السلسلة وتمد الطاقة اللازمة لدوران السلسلتين الممتدتين الأخريتين .

ونظرا للدور الذى يقوم به DNA فى تخزين ونقل المعلومات التى تستخدم فى تكوين المواد البروتينية فانه يبدو أن التوالى النوعى للأربع قواعد على امتداد التركيب الطولى لجزئ DNA هو الذى يمد بالشفرة اللازمة لتحديد تركيب البروتين ولهذا فإن كمية ٢٠ x ٢٠ $^{-١٢}$ جرام من DNA فى بيضة الإنسان المخصبة كافية لتعيين الصفات الوراثية للشخص البالغ .

والسؤال الآن هو كيف تعطى المعلومات بواسطة DNA أو بمعني آخر ما هى طبيعة الشفرة الوراثية ؟

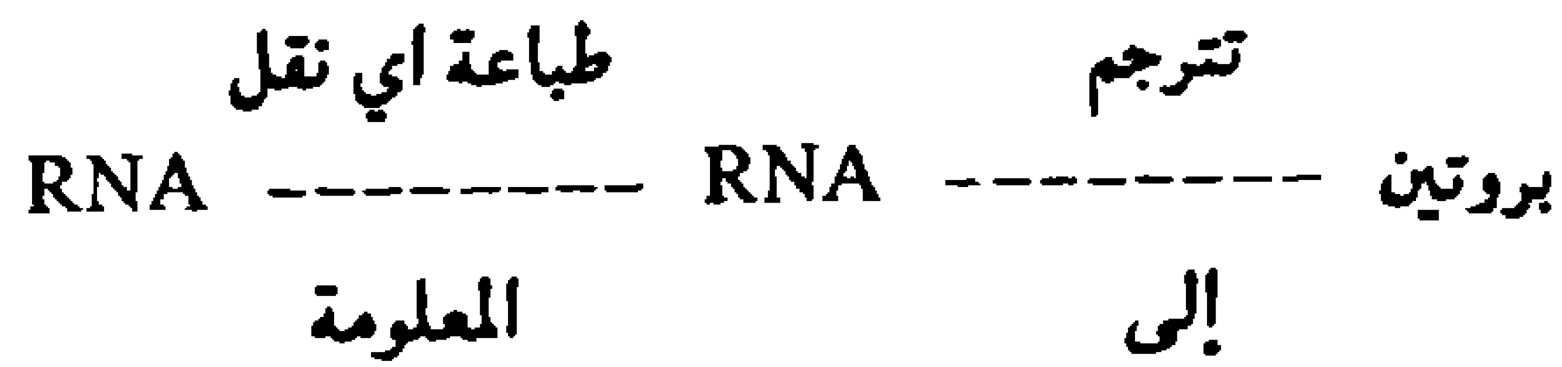
من المعلوم جيدا ان المعلومة يعبر عنها بالكلمات وأن هذه الكلمات تتكون من أحرف . والكلمات تعبر عن معلومات متباينة . ويرجع ذلك الى اختلاف الأحرف المكونة لها . وليس هذا فقط ولكن يحدث هذا أيضا بنفس حروف الكلمة عندما ترتب هذه الأحرف على تواليات

مختلفة . فتعطى الكلمة الواحدة معان مختلفة . فعلى سبيل المثال فإن الأحرف R, T, A, يمكن استعمالها على الوجه التالى RAT, ART, TAR ... فثلاثة الاحرف هذه تم ترتيبها لتعطى كلمات مختلفة ذات معان مختلفة . وفى حالة جزئ DNA فانه يلاحظ أنه يتكون من الف باء مكونة من أربعة أحرف كيميائية هى الأدينين (A) وجوانين (G) وستيوزين (C) ثم اليثمين (T) . هذه الأحرف تكون كلمات معينة تنقل معلومات متباينة . ومن المستطاع كتابة وتركيب هذه الكلمات فى جمل طويلة . ويتضح هذا جليا فى اختراع البرق منذ وقت بعيد حينما وجد انه من السهولة نقل أى لغة معروفة بواسطة شفرة ذات حرفين وهذان الحرفان هما " النقطة " و " الشرطة " (- .) والتى يمكن تكوين تراكيب مختلفة مهما بقدر المعلومات المتباينة والتى يمكن نقلها بيسر وسهولة من مكان الى اخر . وهذه التراكيب المختلفة تؤدى العمل الكامل لحروف اية لغة معروفة . وحيث ان المعلومات الوراثية تعبر عن نفسها فى النهاية على هيئة مواد بروتينية (وحيث ان البروتينات تتكون من حوالى ٢٠ حامض امينى ، فانه يلزم شفرة لا تزيد عن عشرين كلمة ؛ وكل كلمة منها تحدد نوع الحامض الامينى وهناك كمية من الابحاث التى اجريت فى هذا المجال على بكتريا نوروسبودا neurospora التى اوضحت ان كل جين (قطعة من DNA) يملى نوعية معينة من الانزيمات ومن هذا فقد اقترح ان هناك علاقة مباشرر بين الجين والبروتين وقدوجد ان النودوسبورا مكونة من بروتينات معينة وفى حالة الطفرات الناتجة منها عنطريق المعاملة باشعة اكس كانت غير قادرة لبناء بروتينات الا اذا اضيف الى الوسط إنزيمات معينة . وهذا يوضح ان جين معين قد اختفى وكان ضروريا لتنشيط انزيم معين .

٢ - حامض الريبونيكليك (ح ر ن) RNA

يشبه RNA فى تركيبه DNA فيما عدا تواجد سكر الريبوز وقاعدة البوراسيل فى RNA بدلا من الذى اكسى ريبوز والثيمين فى DNA . ولهذا فإن RNA ، DNA يختلفان عن بعضهما ليس فقط فى بناء السكر الخماسى ولكن ايضافى فى احدى قواعد البيراميدين . وهناك اختلاف ثالث وهو أن RNA يتكون من سلسلة واحدة (ما عدا فى بعض الحالات مثل الفيروسى) بينما يكون DNA مزدوج السلسلة كما أن RNA يتكون داخل النواة مستخدما سلسلة واحدة فقط من DNA كدليل نهجى .

ويلعب RNA دورا أساسيا فى تمثيل المواد البروتينية فى الخلية الحية للجسم بينما يتحكم DNA فى عملية تمثيل المواد البروتينية بطريقة غيرمباشرة ويحدث هذا كما يلى : يحمل جزئ DNA بعض المعلومات الوراثية المحددة التى تنتقل الى جزئ RNA (التى يحملها الى السيتوبلازم) ويلى هذا أن تترجم المعلومات الوراثية إلى مواد بروتينية (بمعنى تمثيل البروتيندات) .



الأنواع الأساسية لحامض الريبونيكليك ح ر ن Types of RNA :

وهى ثلاثة أنواع :

أ - حامض الريبونيكليك الريبوسومى (r RNA) Ribosomal RNA

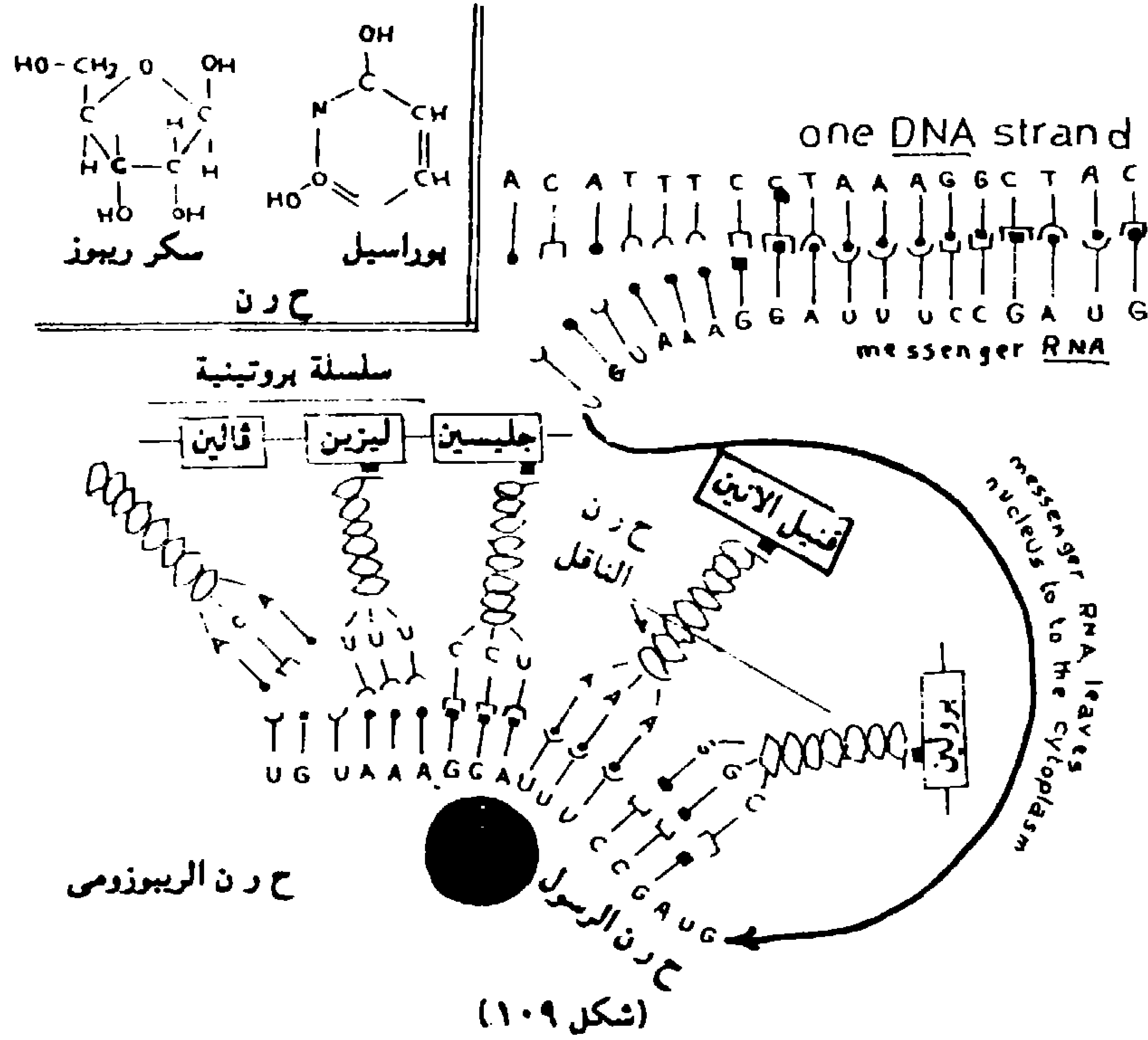
يوجد هذا النوع فى الريبوسومات التى تكون وبعترة فى السيتوبلازم ويتكون RNA الريبوسمى فى النواة ويحتمل أن يتراكم فى النوية التى تمثل موضع تكون RNA الرينوسومى . ويتواجد RNA الريبوسومى فى حجمين مختلفين ويكون الجزء الأكبر من حامض الريبونيكليك فى ستوبلازم الخلية(٧٥٪ - ٨٥٪ من مجموع RNA) .

ب - حامض الريبونيكليك الرسول : (Messenger RNP (mRNA ويتكون فى النواة كجزء من حامض الريبونكيليك النووي غير المتجانس ويتركب من جزيئات مختلفة الأحجام . وترجع تسميته " الرسول " إلى الوظيفة التى يقوم بها فى نقل المعلومات الوراثية من جزئ RNA فى النواة وحملها إلى البريبوسومات حيث تتم ترجمتها الى أنواع البروتين المختلفة وباستطالة جزئ RNA تستطيل الرسالة التى يحتلها ، وبالتالى يستطيل خيط البروتين التى يتم تكوينها فى تلك الحالة .

جـ - حامض الريبونيكليك الناقل : (Transfer RNA (tRNA وهو ذو وزن جزيئ منخفض ويتكون كل منها من حوالى ٦٧ نيوكليوتيده .

تمثيل البروتين (تكوين البروتين) Protein synthesis :

تدل التجارب المتباينة التى أجريت فى حقل البيولوجيا الجزيئية على أن RNA يحتوى على المعلومات الضرورية لتكوين البروتين فى المادة الحية .



(شكل ١٠٩)

شكل يوضح دور الاحماض النووية فى تكوين البروتينات

هذه العملية يتوسط فيها RNA الذى يتكون من RNA فى النواة والذى يدفعه إلى السيتوبلازم حيث يتكون الجزء الأكبر من البروتين ويتضح من الشواهد الهستوكيميائية والتصوير الأتوراديوجرافى - باستخدام النظائر المشعة - أن ازدواج RNA وتكوين RNA فى النواة يحدث فى أوقات مختلفة أثناء دورة انقسام الخلية : فخلال فترة ما يعمل RNA كدليل منهجى لتكوين جزئ مزدوج من RNA وأثناء فترة أخرى يعمل كدليل منهجى لتكوين جزئ من RNA .

وحامض الريبونيكليك الرسول mRNA الذى يتكون على طول جزئ واحد فقط من جزئ RNA المزدوج السلسلة يحمل معلومات من هذا الـ DNA الى مكان تكوين البروتين أى أن RNA الرسول يعمل على حمل ونقل الوصف الداخلى لتتابع القواعد الفيتروجينية المنتظمة على طول جزئ RNA بواسطة كلمـــــات ذات ثلاثة أحرف (A,G,C,) ثم الحرف U (بوراسيل) . ويشار عادة إلى تتابع القواعد النيتروجينية على أنها المعلومات الوراثية .

ويعمل النوع الآخر من RNA ، وهو حامض الريبونيكليك الناقل (tRNA) على تحديد انواع الاحماض الامينية المختارة لتكوين الروتين . ويتكون (t RNA) أيضا فى النواة من RNA ويخرج من النواة إلى مكان تكوين الروتين فى الستوبلازم أى الريبوسومات . وهذه الريبوسومات عبارة عن جسيمات دقيقة تحت مجهرية توجد فى جميع الخلايا التى تقوم بتكوين البروتينات بدءا من خلايا البكتريا حتى الخلايا التى تكون أعضاء الثدييات . وهذه الريبوسومات إما أنها تلتصق بأغشية الشبكة الإندوبلازمية أو أنها توجد طليقة فى الستوبلازم وتبلغ أحجامها فيما بين ١٥٠ - ٢٠٠ أنجستروم فى اقطارها . وتحتوى على ٤٠٪ من حامض الريبوتيكليك RNA والذى يطلق عليه أحماض الريبونيكليك الريبوسومىrRNA . وتكون متحدة بالبروتينات ويتكون حامض الريبونيكليك الريبوسومى (rRNA) كذلك مـــن حامض الريبوتكليك DNA فى النواة ثم بعد ذلك ينتقل الى الســـيتوبلازم .

والمعروف أنه يوجد العديد من أنواع حامض الريبونيكليك الناقل tRNA فى المادة الحية ويوجد نوع مميز من tRNA لكل حامض أمينى من الأحماض الأمينية العشرين التى توجد فى الطبيعة . والأنواع المختلفة من tRNA وهى تعمل بنفس الطريقة ، أى أن كل نوع يلتصق بالحامض الأمينى المقابل والخاص به والذى يصل إلى الخلية عن طريق الدم المتدفق أى انه يأتى عن طريق تكونه داخل الخلية وكل نوع من tRNA يتعرف على الحامض الامينى المعين عن طريق الكلمة ذات الثلاثة احرف (٣ قواعد نيتروجينية فى نهايته) ثم يلتصق الحامض الأمينى به وبهذا ينتج حامض tRNA الريبونيكليك الناقل حامض امينى (AA) وتكفى ٢٠ كلمة ثلاثية الأحرف للتعرف على ٢٠ حامض أمينى . ويصل مركب (الحامض بالبروتين) tRNA-AA إلى الريبوسومات حيث تتقابل الشفرة ثلاثية الأحرف مع حروف الكلمات المقابلة

على طول جزئ mRNA حامض الريبونيكليك الرسول والذى يلتصق بدوره بالحامض الأمينى المقابل . وبمعنى آخر نستطيع أن نلخص كل هذه العملية كالتالى :

يتكون جزئ طويل من الحامص الرسول mRNA من جزئ حامض DNA فى النواة ثم ينتقل mRNA إلى الريبوسومات فى السيتوبلازم وهناك يستقر mRNA فى وسط بركة من عشرين حامض أمينى يحمل كل منها علامة مميزة الحامض للعامل tRNA (كلمة ثلاثية الحروف) فى نهايته . ويقوم الحامض الرسول mRNA باستدعاء الكلية ثلاثية الحروف الخاصة بالحامض الناقل tRNA الذى يكون ملتصقا بحامض أمينى معين . وهذا الحامض الناقل RNA الخاص يلائم الكلمة ثلاثية الحروف المقابلة والموجودة على mRNA . فمثلا حامض ناقل tRNA ذو كلمة ثلاثية الأحرف ACA خاصة ومعينة لحامض الأمينى الفالين valine التى تلائم وتناسب الكلمة ثلاثية الحروف UGU على الحامض الرسول mRNA. والحامض الناقل tRNA ذو الكلمة ثلاثية الحروف UUU خاصة ومعينة للحامض الأمينى الليسين Lysine تلائم وتناسب الكلمة ثلاثية الحروف AAA على الحامض الرسول mRNA الخ .

وعلى هذا فإن الأحماض الأمينية تنتظم تبعا لتتابع القواعد النيتروجينية على طول الحامض الرسول mRNA والذى هو أصلا مطبوع او منقول transcribed من DNA فى النواة . وبعد إتمام هذا التنظيم وبعد إتمام تكوين الجزئ الكبير للبروتين فإنه من المحتمل أن يتكسر ويتهدم كل من حامض الريبنوكليك الناقل والرسول . ومن ثم يتضح أن الأنواع المختلفة من جزئيات البروتين يمكن أن تتكون معتمدة على عدد وانتظام الأحماض الأمينية التى تشترك فى هذه العملية . ومما يستحق الذكر أن جميع هذه العمليات تنشأ وتنشط بواسطة العديد من الإنزيمات الخاصة بالتمثيل البروتينئ . وقد أعلن العالم هومارد (١٩٦٢) أن الأحماض الأمينية المكونة لجزء واحد من الهيموجلوبين تستطيع أن ترتب وتنظم نفسها كل بجانب الآخر فى حوالى ٩٠ ثانية .

٣ - البروتينات القاعدية Basic proteins

البروتينات والهستونات Protomines and histones

البروتامينات عبارة عن مواد بروتينية بسيطة غنية بالارجنين (حامض امينى قاعدى) وهى تتواجد أساسا فى الحيوانات المنوية للأسماك ، وتتميز هذه البروتامينات بأنها ذات وزن جزيئ منخفض (حوالى ٤٠٠٠ دالتون) .

والهستونات ذات وزن جزيئ يتراوح بين ١٠٫٠٠٠ و ١٨٫٠٠٠ وتتواجد فى جميع أنوية النبات والحيوانات العليا . وتحتوى الهستونات على نسبة عالية من **الليسين** lysine **والأرجنين** arginine كما أنها تحتوى على **الهستدين** histidine وبقايا قاعدية أخرى .

وترتبط البروتامينات والهستونات بإحكام بحامضDNA بواسطة رباط ملحى . وقد تم فصل العديد من الأجزاء الهستونية فى عملية التجزئة مما يدل على أن هناك أنواعا مختلفة من الهستونات . ويرى كثير من الباحثين أن الهستون المرتبط ارتباطا متينا بحامض DNA فى بعض مراحل دورة الخلية ربما يقــوم بتنظيم النشاط الجينى . وتقوم الهستونات أيضا بوظيفة " لاصق الكرموسومات " التى تربط الوحدات الجنيبة فىDNA . وعلاوة على ذلك فإن الهستونات فى مركبات الهيوكليوبروتينات تستطيع أن تقى وتحمى DNA من الهدم الإشعاعى

٤ - البروتينات اللا هستونية Non-histone proteins

هذه البروتينات - التى لا تنتمى إلى الهستونات - هى البروتينات الحامضية . وتتواجد البروتينات الحامضية بكميات كبيرة جدا فى النواة البينية كما أنها تتواجد فى المواد الكروماتينية . وبعض هذه البروتينات غير الهستونية قد ترتبط بحامض DNA والبعض الآخر غير مرتبط بهذا الحامض مثل " **البروتينات المتبقية** residual proteins " وهذه الروتينات غير الهستونية غير متجانسة تماما وهى مميزة للأنسجة والانواع المختلفة ، وهى تتكون اثناء دورة الخلية بخلاف الهستونات فى السيتوبلازم ثم بعد ذلك تنتقل البروتينات داخل النواة . والبروتينات المضفرة النووية phosphorylated protein (هى من المكونات الهامة للبروتينات الحامض) تتعرض إلى عملية الفسفرة وفقد الفسفور ، وهى تتواجد فى الكروماتين الحقيقى

(الكروماتين النشط) ومن المحتمل جدا أن تقوم البروتينات الحامضية بدور هام فى عملية تنظيم الجينات .

الإنزيمات النووية Nuclear enzymes :

لا تحتوى نواة الخلية على اية إنزيمات تنفسيةأساسية مثل **السيتوكروم اوكسيديز** Cytochrome oxidase **والسكنك دى هيدروجنيز** Succinic dehydrogenase ولكن توجد بعض الإنزيمات المسكرة للجليكوجين مثل الالدوليز وثلاثى **فوسفات الجلسرالدهين دى هيدروجين** 3- phosphoglyceraeldydrogen dekhyde dehydrogenase ووجود هذه الإنزيمات تدل على انه يحدث فى النواة ايض تنفس غير هوائى دائما مستخدما تكسر وتميؤ الجليكوجين كمصدر رئيسى للطاقة . وبالرغم من هذا فإن الأنوثة المعزولة (أو المفصولة) تستطيع أن تكون إنزيم ثلاثى الفوسفات بعملية هوائية .

وأهم الإنزيمات النووية هى الإنزيمات التى تشترك فى تمثيل الأحماض النووية . وعلى ذلك فإن انـــزيم DNA **بوليميريز** DNA polymerase يكـــون DNA مستخدما الأساس (قطعة قصيرة من DNA) وثلاثى فوسفات النيكليوتيدات الأربعة (كومبرج ١٩٥٧) ويستطيع الإزيم RNA بوليريز أن يكون RNA الرسول مستخدماDNA كنمط نهجى (ستيفن ١٩٦١) . ويوجد فى النـــواة بعض الإنزيمات مثل **أدينوزين داى اميني** Adenosine diaminase **والنيوكليوسيد فوسفوريليز** nucleiside phosphorylase **والجوانيز** guanase التى تختص بأيض النيوكليوسيد . وقد توجد بعض الإنزيمات مثل **كتاليز الارجنيز** catalase arginase مركزة فى بعض الأنوية وتغيب فى البعض الآخر .

٥ - **بعض المكونات النووية الأخرى** Other nuclear components

بعد أن درست وفصلت المواد الدهنية من الأترية المفصولة وجد أن كميتها منخفضة فى النواة غير أن هذه الكمية تزداد فى الخلايا السرطانية ، فمثلا كمية الكولسترول الحر قد تصل زيادتها أكثرمن ٤٥ مرة من الحالة العادية . كما تحتوى النواة على بعض الأملاح . كما وجد أن رماد النواة يشتمل على الفوسفور والبوتاسيوم والصوديوم والكالسيوم والمنجنيز .

النويـــة The nucleolus

تركيبها وكيمياءتها Structure and citochemistry :

تظهر النوية تحت الجهر الضوئى عامة متجانسة التركيب بالرغم من وجودجسيمات صغيرة أو فجوات تشاهد فى بعض الأحيان. وقد تتحرك هذه الفجوات فى اتجاه حافة النوية مكونة منطقة رائقة . وغالبا ما تلتصق النوية بالغشاء النووى ويبدو أن بعض هذه الفجوات ومواد الجزء المعتم تمر منها إلى السيتوبلازم . والنوية سالبة بالنسبة لتفاعل فولجن مما يدل على أنها لا تحتوى على ح د ن (DNA) ولكنها تحتوى على ح ر ن (RNA) . وقد تحاط النوية بمواد كروماتينية موجبة الفولجين والذى يمثل مناطق هتيروكروماتينية heterochromatin الكروموسوم أو أكثر من الكروموسومات التى تندمج مع النوية .

التركيب الدقيق Ultrastructure :

أظهرت الدراسات التى أجريب بالمجهر الالكترونى أنه يوجد دخل النوية تراكيب معينة . ففى بعض الخلايا نجد أن النوية بها تركيب ليفى منتظم وفى البعض الآخر تظهر النوية رائقة ومتجانسة نسبيا على أنه فى معظم الأنوية يمكن تمييز المحتويات التاليه : (أ) **بروتينات محببة** granular proteins مكونة من جسيمات مستديرة متجمعة بإحكام يتراوح قطرها بين١٥٠ - ٢٠٠ أنجستروم . وغالبا ما تتواجد بالقرب من الحافة (ب) جزء ليفى يتكون من ليمفيات يتراوح طولها من ٥٠ - ٨٠ أنجستروم (حـ) منطقة غير متبلرة أو محددة الشكل amorphous ذات كثافة الكترونى منخفضة و (د) كروماتين مرافق للنوية يوجد عادة حول النوية nuclealar-associated chromalin .

وقد شوهدت المواد النويية وهى تمر من النويات إلى السيتوبلازم فى الخلايا الحية .

دورة النوية أثناء انقسام الخلية : Cycle of nucleolus during cell division:

اتضح من الدراسات السابقة أن النويات تختفى فى بداية انقسام الخلية (المرحلة التمهيدية) ثم تعود إلى الظهور فى نهاية الإنقسام (المرحلة النهائية) وترتبط كل نوية ارتباطا وثيقا بالكروموسومات وكل نواة تلتصق بأحد الكروموسومات ، وتعرف نقطة الاتحاد هذه بمنظمة النوية nucleolar organizer ويوجد على الأقل كروموسومان (كروموسومات

موبية) ينتج كل واحد منها نوية واحدة تنشأ فى كل مرحلة نهائية من منطقة المنظم النووي على هيئة حبيبة سلبية الفولجن . وكل نوية تزداد فى الحجم ثم تندمج النويات المتقالبلة فى كتلة واحدة وتبقى هذه متحدة حتى بداية المرحلة التمهيدية التالية حيث تزخذ النوية شكلها الكروى . وعندما يبدأ الغشاء النووى في الإضمحلال فإن النوية تتحرر من الكروموسومات النوبية ثم تختفى بعذ ذلك . والمنطقة منظمة النوية فى الكروموسومات لها أهمية خاصة فى تنظيم البروتينات ومادة ح ل ن (RNA) الذى يوجد فى النوية . وتمشيا مع كوينارد ١٩٦٩ فإنه يرى أن المكون الثابت الوحيد للنوية هو حلقة ملتفة loop كروماتينية التى تكون ملتفة داخل المنطقة النوبية للكروموسوم المقابل لهذه الثنية وتحتوى على معلومات وراثية خاصة بتكوين مادة النوية .

فصل النوية Isolation of the nucleolus :

أمكن فصل النويات من أمهات بيض بعض الحيوانات البحرية . وقد وجد أن النويات تحتوى على ٣ إلى ٥٪ ح ر ن (RNA) ، وأن المحتوى البروتينى للأنوية مرتفع كما أن المحتوى البروتينى الرئيسى يتكون من البروتينات الفسفورية وتوجد هستونات . كذلك يوجد تركيز مرتفع من الأرثوفوسفات فى النوية وهو يستخدم كمصدر لفسفور حامض (RNA) (تاندلر وآخرون ١٩٦٢) . وتتكون إنزيمات النوية من الفوسفاتيز الحامض ، النيوكليوسيد فوسفورليز ومجموعة إنزيمات DPN التى تقوم بعمليه التكوين أو التمثيل .

وظائف النوية Nucleolar functions :

كان كاسبرش (١٩٣٩) أول من اقترح احتمال وجود علاقة بين النوية وتكوين البروتين ويتضح مما يلى أماكن بناء الأنواع المختلفة من RNA - حامض الريبونيكليك الرسول (mRNA) والحامض الناقل (tRNA) تتكون فى الكروموسومات . أما (rRNA) الريبوسومات فانه يخرج من DNA ، ولكن فى منطقة خاصة ترتبط بالنوية حيث يوجد العديد من نسخ rRNA . وتبعا لهذه النظرية فإن rRNA الذى يتجمع فى النوية قبل نفاذه الى السيتوبلازم . والمنظم النويى للكروموسومات يمكن أن يمثل الاماكن التى تختص فى البداية انتاج الريبوسومات السيتوبلازمية على نطاق كبير ، ولهذا فتواجد النويات الكبيرة فى الخلايا سريعة التمثيل يمكن تحليل ذلك على أساس أن النسخ كثيرة العدد من RNA الريبوسومى تلزم لتكوين البروتين .

الفصل السابع عشر

انقسام الخلية CELL DIVISION

أمكن لعلماء الحيوان والنبات من مشاهدة انقسام الخلية منذ القرن التاسع عشر . ويشتمل انقسام الخلية على انقسام النواة الذى يسبق انقسام السيتوبلازم . وقد ميز البيولوجيون نوعين من الإنقسام في الخلايا الجسيمية وهما الإنقسام المباشر والإنقسام غير المباشر ، وتحتمد نوعية الإنقسام تبعا لسلوك النواة .

الانقسام غير المباشر أو الميتوزى MITOSIS

الانقسام الميتوزى أو الكاربوكينيزس هو إنقسام النواة إلى نواتين مستقلتين . والانقسام الميتوزي - الذى يشار اليه احيانا بالإنقسام النووي غير المباشر - هو الإنقسام العام الذى يتم بطريقة منتظمة فى جميع الحيوانات والنباتات الحية . وهو عملية ديناميكية مستمرة ولكن للسهولة ولغرض الوصف والتعميم تقسم هذه العملية الى أربعة مراحل او اطوار هى : المرحلة التمهيدية والاستوائية والإنفصالية ثم المرحلة النهائية .

ولسهولة الوصف توضع مرحلة قبل الإستوائى بين المرحلة التمهيدية والمرحلة الإستوائية ويقسم كل من المرحلة التمهيدية والإنفصالية والنهائية كل إلى قسمين .

١ - المرحلة التمهيدية Prophase stage :

فى معظم أنوية الطور البينى يكون " ثبات " fixibility الكروموسومات صفر ، أى أنها غير ثابتة ، ولكن عند ابتداء الدور التمهيدى للإنقسام نجد أن الكروموسومات أصبحت لها قدر من " الثبات " حيث تظهر على شكل خيوط رقيقة داخل النواة . وتكون هذه الخيوط ملتفة حول بعضها وتصبغ صبغا خفيفا بالأصباغ النوويه المميزة . ويبدو الكروموسوم تحت القوة الكبرى للمجهر مكونا من سلسلة طولية من الجسيمات مختلفة الأ[illegible]م ، وهى الكروميرات chromomeres - التى تتصل ببعضها بخيط رقيق أخف صباغة منها ، والترتيب الطولى للكروموميرات فى كل كروموسوم ثابت وغير متغير . الكروميرات المتجاورة لها ميل للتجمع مع بعضها أثناء عملية التثبيت ولذلك فان حبيبة كبيرة واحدة هى التى ترى

والتى ليست فى الحقيقة سرى عديد من الكروموميرات .وتزداد الكروموسومات فى الحجم زيادة ملحوظة مع تقدم المرحلة التمهيدية . وفى نفس الوقت فإنها تقصر ويزداد سمكها تدريجيا . وعلى ذلك فان ثلاث عمليات تشترك فى ظهور وإتمام المرحلة التمهيدية وهى : فقدان الماء والنمو والتكثيف أو الإنكماش (الإنقباض) .

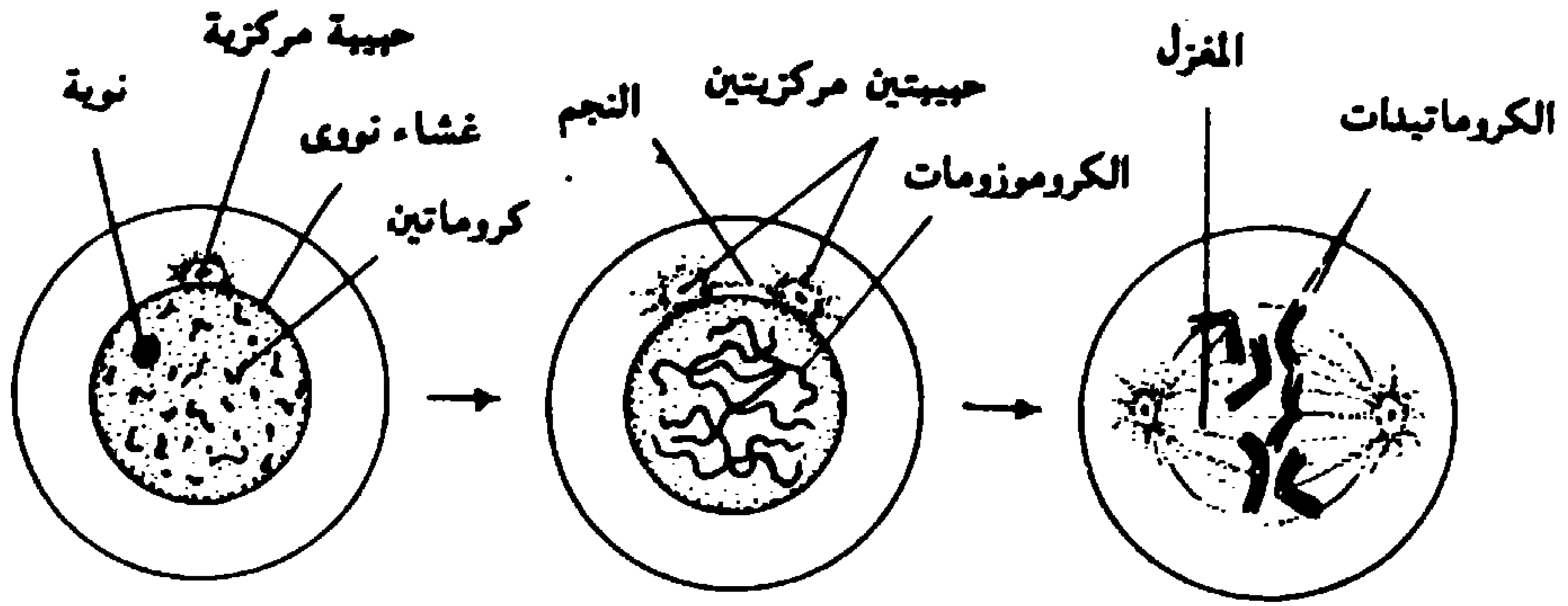
ويبدو كل كروموسوم فى المرحلة التمهيدية منشقا طوليا ، أي أن كل كرموسوم يتكون من نصفين طوليين يعرف كل منهما بالكروماتيدة chromatidic أو الكروموسوم الابنة daughter chromosome وهذا يعنى ان الكرموسومات تبدو دائما مزدوجة منذ إبتداء المرحلة التمهيدية . وتكون الكروماتيدتان متلصقتين تماما على امتداد طول الكروموسومات . وكل k[kx مزدوج يوجد به جسم وحيد غير قابل للإتصاع يعرف بالسنترومر centromere أى (القطعة المركزية) ويبدو أن السنتروميير يظل غير منقسم أثناء المرحلة التهيدية وانها تنقسم فقط فى المرحلةالإستوائية .

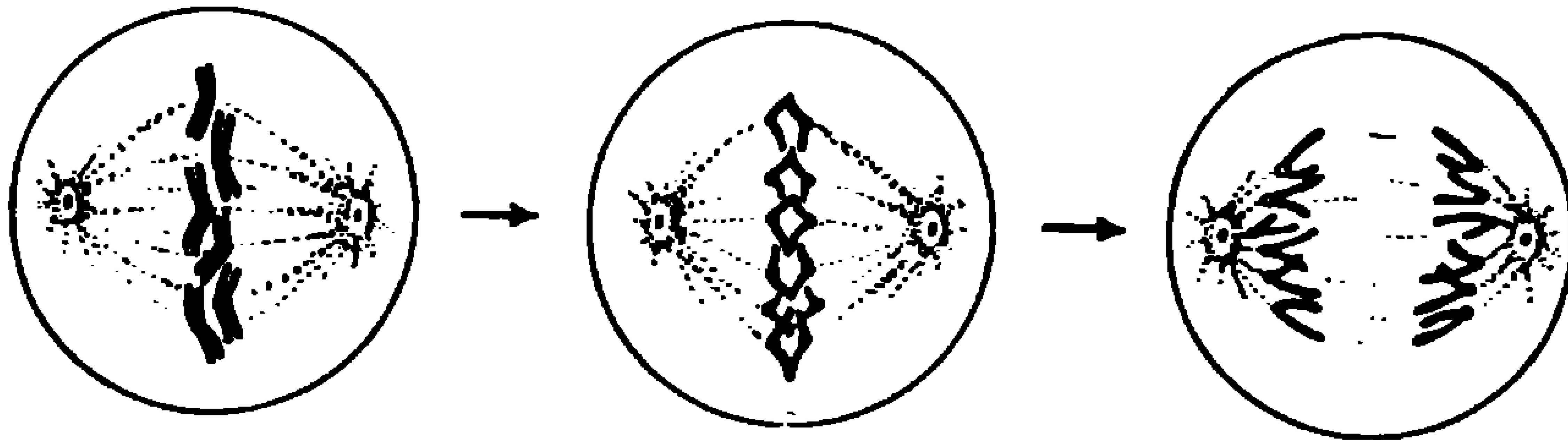
ويجب ملاحظة أن الكروموسومات تتواجد دائما منفصلة ومستقلة عن بعضها منذ المرحلة التمهيدية المبكرة جدا . ولهذا لا يوجد ما يسمى " الحلزون المستمر " spireme كما ذكر بعض علماء الخلية السابقين .

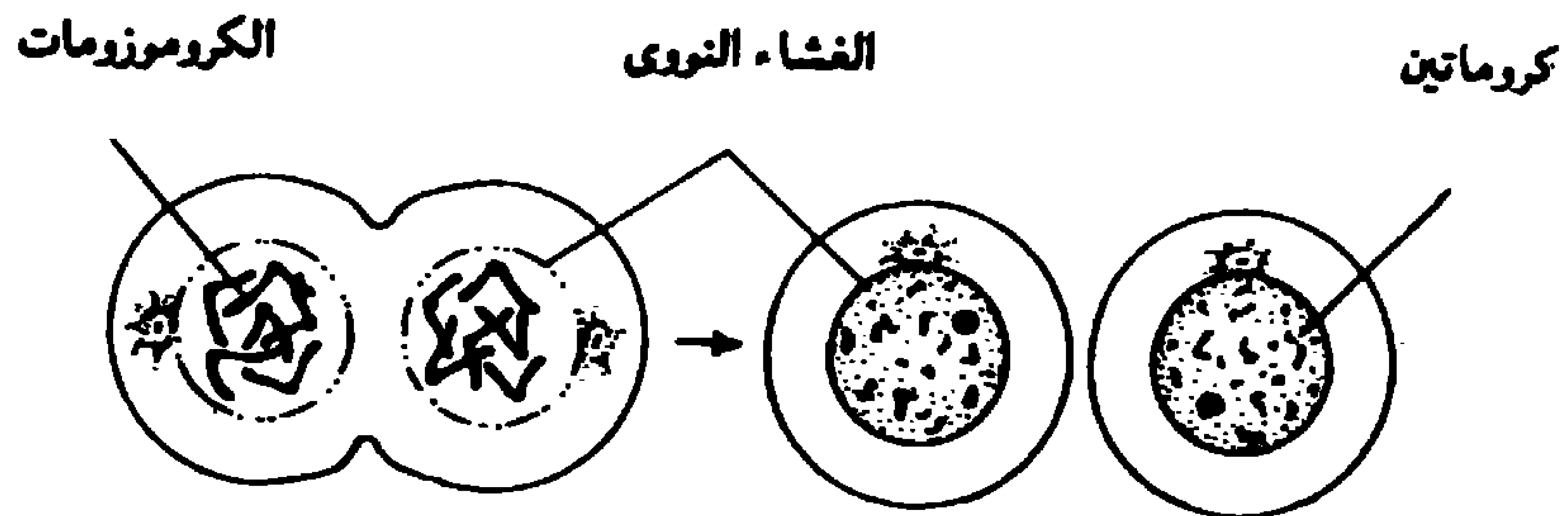
وخلال المرحلة التمهيدية تختفى عموما النويات وقد يحدث ذلك فى المرحلة البينية المتاخرة أو المرحلة التمهيدية المبكرة .

وعند ابتداء المرحلة التهيدية يلاحظ أن السنتريول " الحبيبية المركزية " centriole" تنقسم الى حبيبتين إن لم تكن قد انقسمت من قبل . وتهاجر الحبيبتان المركزيتان الجديدتان فى اتجاه اقطاب الخلية المتقابلة . وعندما تصلان الي القطبين المتقابلين نجد أن السيتوبلازم المحيط بكل منهما ينتظم في لييفات رقيقة تعرف " بالأشعة النجمية " astral rays التى تشع من كل حبيبة مركزية لتكون شكلا يشبه النجم ويعرف باسم " النجم " aster . وهذه الأشعة ما هى الا انيبيبات دقيقة يتراوح طول قطرها بين ١٤٠ إلي ٢٣٠ أنجستروم . وتمتد الأشعة النجمية بين الحبيبتين المركزيتين لتكون " المغزل " spindle الذى يمر وسط الخلية حيث تتواجد الكروموسومات عليه مبعثرة بغير نظام . وقد وجد نوع من المغزل يتكون بطريقة مختلفة عن السابقة وهو يعرف بالمغزل الاستوائى . ويلاحظ فى هذا النوع أن الحبيبات المركزية تهاجر

الانقسام الميتوزى







(شكل ١١٠)
شكل يوضح خطوات الانقسام الميتوزى

وتستقر فى الأقطاب المتقابلة ، قبل ابتداء عملية الإنقسام بحيث يتكون المغزل مؤخرا فى المرحلة الإستوائية .

وعملية الانقسام الميتوزى التى توجد بها الحبيبات المركزية والأشعة النجمية تعرف بالإنقسام " المتيوزى النجمى " astral mitosis أو النصف نجمى ، ولكن عندما تغيب الحبيبات المركزية فيعبر عنه بأنه انقسام " ميتوزى غير نجمى " non-astral mitosis . والنوع الاول هو السائد فى الحيوانات وفى بعض النباتات البدائية ، أما الآخر فيسود فى النباتات العليا وبعض اللافقاريات .

وتتلاشى النوية والغشاء النووى فجأة فى نهاية المرحلة التمهيدية وتعرف الفترة بين اختفاء أو اضمحلال الغشاء النووى وتكون المغزل الكامل بالمرحلة " قبل الاستوائية " pre-metaphase .

٢ - المرحلة الإستوائية Metaphase stage :

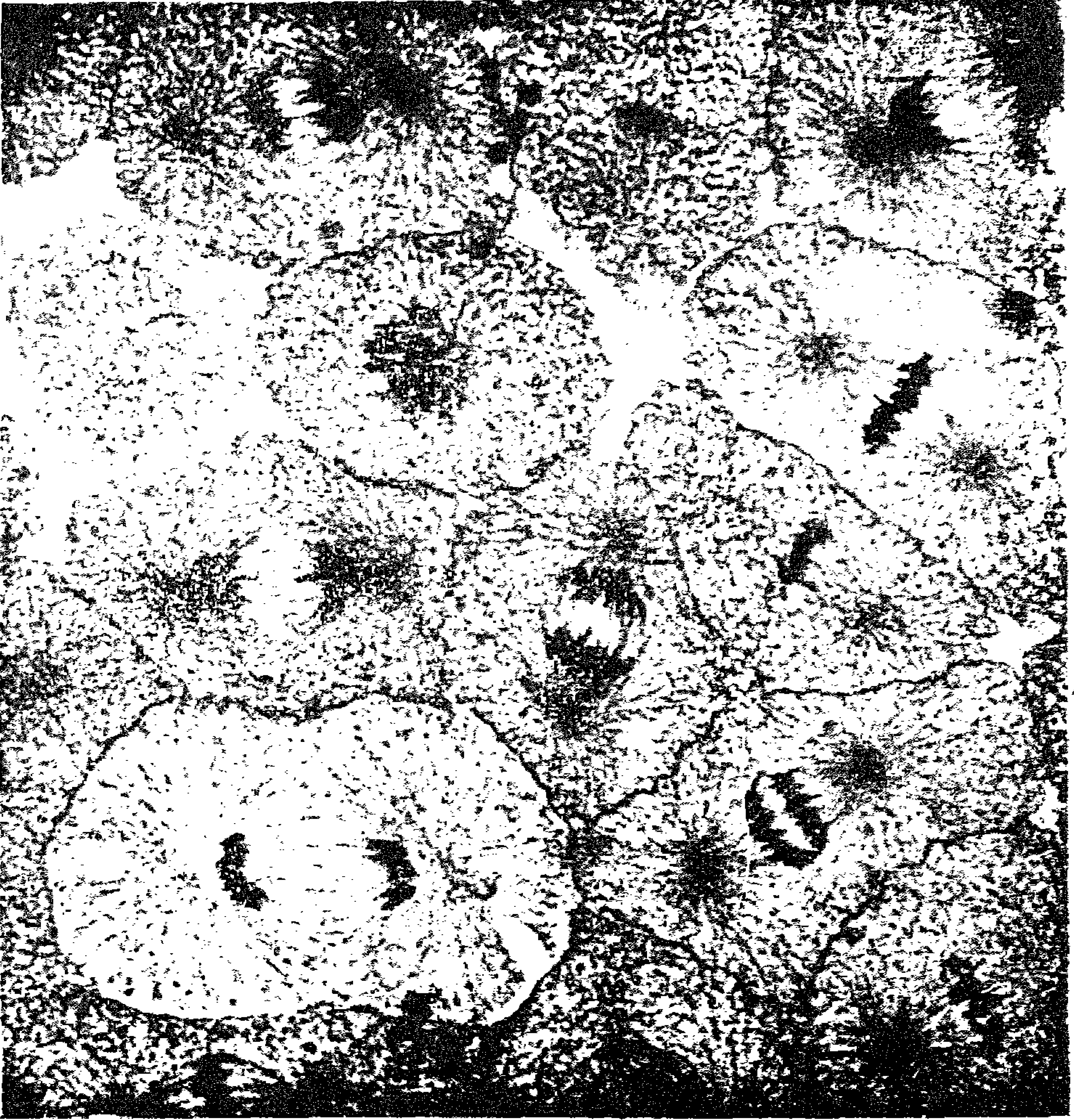
فيها تنتظم الكروموسومات فى منتصف المغزل وتعرف هذه المنطقة " بالصفيحة الاستوائية " equatorial plate وقد تتخلل الكروموسومات المغزل أو تنظم فى دائرة حول الخط الاستوائى . ويجب ملاحظة أن الكرموسومات فى هذه المرحلة تكون مزدوجة ومواجهة للصفيحة الاستوائية بحيث ترتبط الكرموسومات باللليفات المغزلية بواسطة السنتروميرات .

٣ - المرحلة الانفصالية Anaphase stage :

فى أثناء هذه المرحلة ينشق السنتromير الذى يربط كل كروماتيدتين ببعضهما ثم تنفصل الكرماتيدات - التى يجب أن يطلق عليها كرموسومات - ويتحرك كل منهما الى احد قطبى المغزل المقابل له . وكأنها تجذب بعيدا عن بعضها . وفى المرحلة الانفصالية المتأخرة تستطيل منطقة المغزل لكي تحمل الكرموسومات بعيدا عن الموقع الأصلى من قطبى المغزل . وحيث ان حركة الكروموسومات تبتدئ من السنترومير أى منطقة الاتصال فان الحركة تبدو وكأنها ترجع الى قوة التنافر التى تنشأ عند نقطة الاتصال (رأى بعض العلماء) بينما يرى البعض الآخر من العلماء إن حركة الكروموســومات ربما ترجع الى انقباض ليفات المغزل (الليفات الكروموسومية) .

٤ - المرحلة النهائية telophase stage :

هذه هى المرحلة النهائية لانقسام الخلية والتي تبدأ عندما تصل كل مجموعة كروموسومية إلى القطب المقابل وتأخذ هذه السكروموسومات مرة ثانية فى تكوين النوية .



(شكل ١١١)
صورة ميكروسكوبية للانقسام الميتوزى

وعادة تمر هذه المرحلة خلال أطوار عكسية لأطوار المرحلة التمهيدية . وبذلك يظهر غشاء النواة والنوية وتكتسب النواة مميزات النواة البينية . ويجب ملاحظة أن النوية تظهر مرة ثانية في مناطق " المنظمات النووية " nucleolar zones اى المناطق التى تتكون فيها النويات الى الكروموسومات المعنية . ويعتقد الآن أن الكرموسومات تتواجد وتستمر خلال الطور البيني للنواة وبمفهوم آخر فإن الكرموسومات تحتفظ بكياناتها وفرديتها من إنقسام إلى إنقسام .

وفي هذه الأثناء يظهر حز اختناق حول المنطقة الاستوائية للخلية ويستمر هذا الحز فى التقدم إلى الداخل حتى يقسم الخلية إلى خليتين شقيقتين daughter cells ، كل منهما نسخة طبق الأصل من الخلية الأصلية (الأم) . ولا يكون الاختلاف إلا فى الحجم فقط . ويعرف انقسام السيتوبلازم بالسيتوكينيزس cytokinesis ، ويحدث على طول المستوى الذى يمر خلال الخط الاستوائى (النصف) للمغزل عموديا على المحور الطولى للمغزل .

وتتراوح الفترة التى تستغرقها الدورة الميتوزية بين ١٠ دقائق إلى عدة ساعات ويعتمد ذلك على نوع الخلية وحالتها الوظيفية ، وكذلك على بعض العوامل الخارجية .

تعليق على الإنقسام الميتوزى Comment on mitosis :

ينتج عن الانقسام الميتوزى إنقسام كل كرموسوم إلى شطرين متساويين ومتشابهين . وحيث أن الكرموسوم هو الذى يحمل المعلومات الوراثية فان كلا من النسخ الناتجة ستحمل نفس الجينات . ويتوقف الانقسام الميتوزى أيضا على حالة الخلايا ، فيكون نشطا أثناء النمو الجنينى وعند التئام الجروح وعند تكون الأورام الخبيثة ... الخ . ويلاحظ ان الفترة التى تتم فيها عملية الانقسام الميتوزى تكون ثابتة للنوع الواحد ، فالخلايا أى أنها تختلف من نوع من الخلايا عنها فى نوع آخر . ولنضرب لذلك مثلا : ففى خلايا ذبابة الفاكهة تتم عملية الإنقسام الميتوزى فى تسع دقائق بينما تبلغ هذه الفترة ١٠٠- ٢٠٠ دقيقة فى خلايا أفراخ الدجاج .

كما تختلف الخلايا الجسمية للأفراد التامة النضج فى مقدرتها على الإنقسام ، لهذا تقسم إلى ثلاثة أنواع رئيسية حسب هذه القدرة .

١ - خلايا تنقسم باستمرار طوال فترة حياة الكائن الحى مثل طبقة ملبيجى فى الجلد .

٢ - خلايا تتوقف عن الإنقسام عند اكتمال النمو مثل خلايا الكبد ولكن تحت بعض الاحوال والظروف (مثل استئصال جزء من الكبد او جرح الكبد) تستعيد القدرة على الإنقسام .

٣ - خلايا تبدو أنها فقدت تماما القدرة على الانقسام الخلوى وأن هذه المقدرة لا تستعاد تحت أى من الظروف كما فى حالة الخلايا العصبية .

الإنقسام المباشر (اللاميتوزي) AMITOSIS

الإنقسام اللاميتوزى أو الإنقسام النووى المباشر هو الإنقسام الذى يحدث بكثرة في الحيوانات الأولية ولكنه قد يحدث نادرا فى الحيوانات عديدة الخلايا كمافى بعض الحالات المرضية . فى هذا الانقسام تستطيل النواة ويتخصر وسطها إلى أن ينفصل النصفان ويبتعدان عن بعضهما البعض . ويحدث انقسام النواة بدون ان يختفي الغشاء النووي ويبدو أنه تحدث تفصيلات تنظيمية للمادة الكروماتينية ثم يحدث بالتالى اختناق فى منتصف السيتوبلازم بين النواتين مؤديا الى خليتين شقيقتين تشبهان الخلية الأصلية فيما عدا الحجم .

الانقسام الميوزى MEIOSIS

تحتوى الخلايا الجسمية للحيوان على عدد ثابت ومعين من الكروموسومات يعرف " بالعدد المزدوج أو المجموعة الزوجية (٢ ن) diploid sit بينما تحتوى الخلية الجرثومية لنفس الحيوان على نصف العدد أى " عدد أحادى " أو مجموعة فردية (ن) haploid set ، ويرجع السبب فى ذلك الى أنه عندما يتحد الحيوان المنوى بالبويضة يحدث الإخصاب وفيه يستبعد الزيجوت العدد الثابت من الكوموسومات الذى يميز هذا النوع .

هذا النوع من الانقسام الخلوى الذى يختزل منه عدد الكرموسومات الجسيمة أو العدد المزدوج (٢ ن) إلى العدد الأحادى (ن) يعرف " بالإنقسام الميزى " أو " الانقسام الاختزالى " reduction divisions . ويحدث الإنقسام الميوزى فقط فى الخلايا الجرثومية وهو يعتبر انقسامين متتاليين . ويتم اثناء هذين الانقسامين أن تنقسم الكروموسومات مرة واحد فقط بينما تنقسم النواة مرتيـــــن ، ويطلق علـــى هذين الإنقســامين " الإنقسام الميوزى الأول " first meiotic division " والإنقسام الميوزى الثانى " second meiotic division ويفصل بينهمـــا طور بينى قصـــير جدا . وفى بـــعض الكائنـــات الحية ينعدم هذا الطور البينى.

الإنقسام الميوزى الأول First meiotic division :

المرحلة التمهيدية الأولى First prophase stage: تتميزالمرحلة التمهيدية للإنقسام الميوزى الأول بتعقيداتها وطولها . ولهذا فإنه من المريح أن تقسم إلى أطوار عديدة وترتب تبعا لحدوثها وهى تعرف بالطور قبل القلادى والقلادى والتزاوجى والتضام والتشتتى . ويتبع المرحلة التهيدية المرحلــة الإستوائية ثم الإنفصالية ثم النهائيــة ثم يتبــع هذا الإنقسام الميوزى الثانى .

الطور قبل القلادى Leptotene stage (Leptonema) :

وهو الطور المبكر للمرحلة التمهيدية للإنقسام الميوزى الأول وتتميز هذه المرحلة بقصر فترتها وهى تقابل الطور المبكر فى الإنقسام الميتوزى . وفى هذا الطور تبدو الكروموسومات رقيقة جدا حتى أنه يصعب توضيحها .

الطور القلادى Leptotene stage :

فى هذا الطور تبدو الكرموسومات أكثر وضوحا وتكون على هيئة خيوط طويلة رفيعة تتساوى فى عددها مع عدد الكرومومات فى الخلايا الجسمية . ويعتقد بعض العلماء بأن هذه الكرموسومات لا تنقسم طوليا أى أن لكل كرموسوم يتكون من كروماتيده واحدة لا من كروماتيدتين . واذا كان هذا الرأى صحيحا فان ذلك سوف يكون فارقا هاما بين كرموسومات الطور القلادى وكروموسومات المرحلة التمهيدية المبكرة للانقسام الميتوزى . ويعتبر فريق آخر من العلماء أن الكروموسومات ينشطر كل منها إلى كروماتيدتين يتم قبل الطور القلادى . كما يوجد خلاف آخر وهو ان الكرموميرات أكثر وضوحا عنها فى حالة الإنقسام الميتوزى .

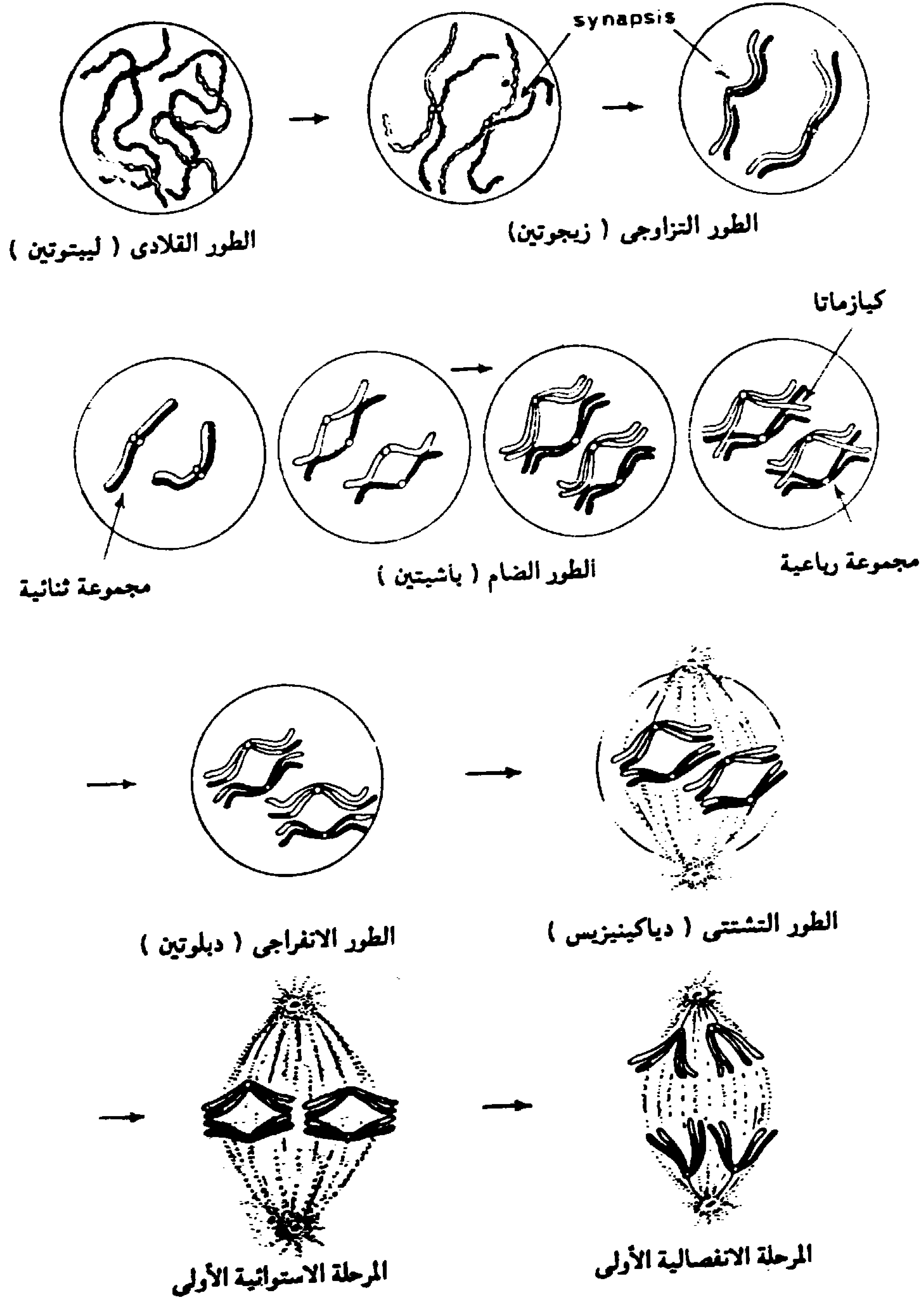
وقد تتواجد الكروموسومات بدون ترتيب منتظم داخل النواة أو قد تتجمع موجهة أحد أو كلا طرفيها إلى ناحية واحدة مكونة ما يسمى " بالباقة " bouquet . ففى النوع الذى تتواجد فيه الكروموسومات متجمعة نجد أن الكروموسومات تحتفظ بترتيبها فى المرحلة النهائية السابقة أى ان جميع السنتروميرات (القطع المركزية) تتجه إلى ناحية واحدة للنواة وتترتب الكروموسومات كما لو كانت حزمة زهور .

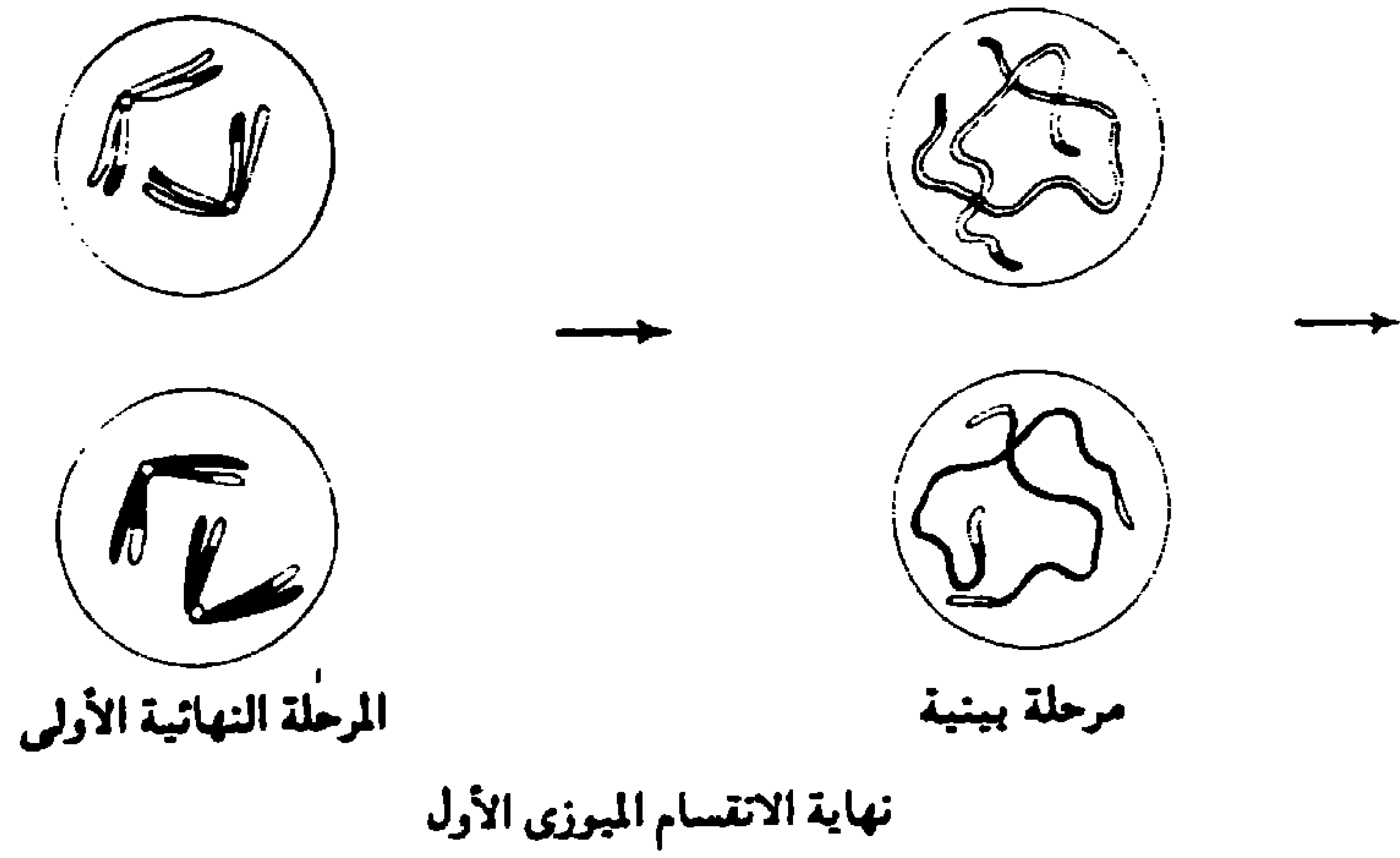
الطور التزاوجي (Zygotene stage (Zygonema :

يلي الطور القلادى طور آخر يعرف بالطور التزاوجى الذى يتم خلاله ازدواج الكرموسومات المتماثلة وهذا يعنى أن كل زوج من الكروموسومات المتماثلة تنتظم جنبا الى جنب وبهذا تنحو الكرموسومات نحو الترتيب فى أزواج الذى يشار اليه دائما " بالتشابك " بالرغم من أن هذا الاصطلاح بدأ يبطل استخدامه ، ويختلف ترتيب الكرموسومات أثناء عملية الإزدواج فحينما تكون الكروموسومات متجمعة " مستقطبة " polarized فإن الإزدواج يبدأ عند السنترومير ثم يمتد علي طول الكرموسومات ولكن عندما تكون الكروموسومات غير مرتبة " غير مستقطبة " non-polarized فإن الإزدواج يتم عند اية نقطة على الكروموسوم . وعندما يتم الازدواج فإن الكروموسومات تبدأ فى القصر والتغلظ . ويجب ملاحظة أن ازدواج الكرموسومات ليس مجرد ازدواج بين كرموسومين متماثلين فقط ولكن بين الكروموميرات المتماثلة على الكرموسومين . ويمكن مشاهدة هذا فى الكروموسومات التى يوجد بها الكرموميرات واضحة لأن أحجام الكروموميرات تختلف اختلافا طفيفا فيما بينها . ويمكن ايضاح إزدواج الكرموسومات وذلك بمراقبة سلوك المناطق المنقلبة حيث يحدث أن يعكس جزء من الكرموسوم . فإذا افترضنا دلالات للكروموميرات على أحد هذه الكروموسومات المتماثلة ...a, b, c, d, e, f والكروموميرات على الكروموسوم المناظر a', b', c', d', e', f' فإنه يحدث أن يزدوج a مع 'a ، b مع 'b .. وهكذا . فإذا كان هناك منطقة قصيرة وحدث انقلاب فى احد هذين الكروموسومين المتماثلين ولم يحدث انقلاب فى قطره الاخر ، نجدان المنطقة المنقلبة ستبقى غير مزدوجة وتكون إنثناء فى المنتصف .

ولكن إذا كانت المنطقة المنقلبة أطول نجد أن الانثناءة سوف تلتوى دائريا لكى تزدوج الكروميرات المتناظرة. أما اذا فقدت منطقة قصيرة تماما من الكرموسوم فإن المنطقة المقابلة فى الكروموسوم المناظر (المماثل) ستكون انثناءة غير مزدوجة ويبدو أن عملية الإزدواج تنتج من قوة انجذاب بين الكروموميرات (الجنيات) المتماثلة ويكون هذا الانجذاب نوعيا . ويبدو انه يقوم بدوره خلال مسافات معينة حيث أن بعض الكرموسومات المزدوجة فى الطور التزاوجي تظهر عند الأقطاب المتقابلة خلال الطور القلادى . وهناك احتمال أن قوة الإزدواج تتطابق مع القوة التى تحفظ الكروماتيديتين بعضهما مع بعض على طول امتداد الكرموسوم أثناء المرحلة التمهيدية للإنقسام الميتوزى .

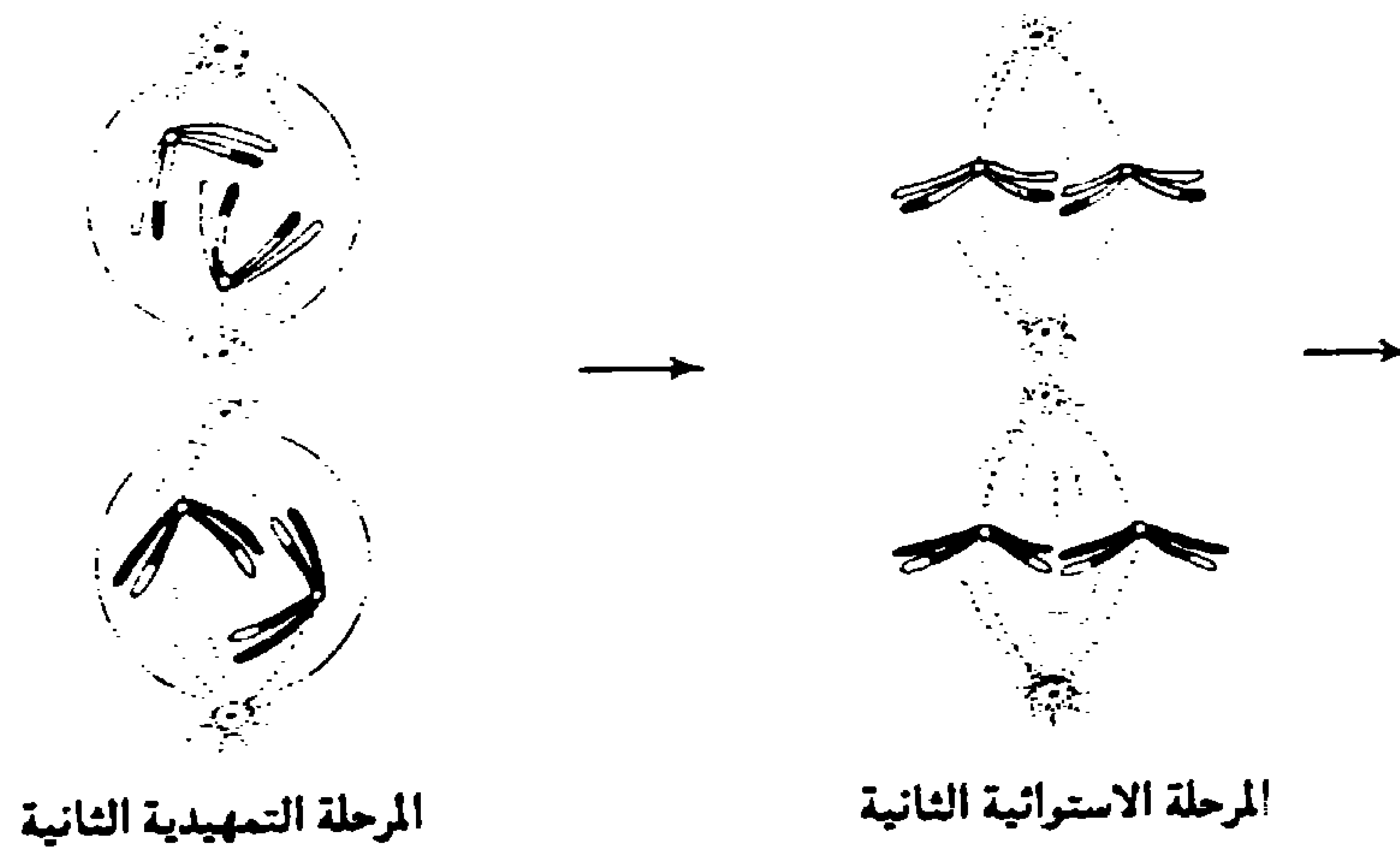
(شكل ١١٢) شكل يوضح خطوات الانقسام الميوزى



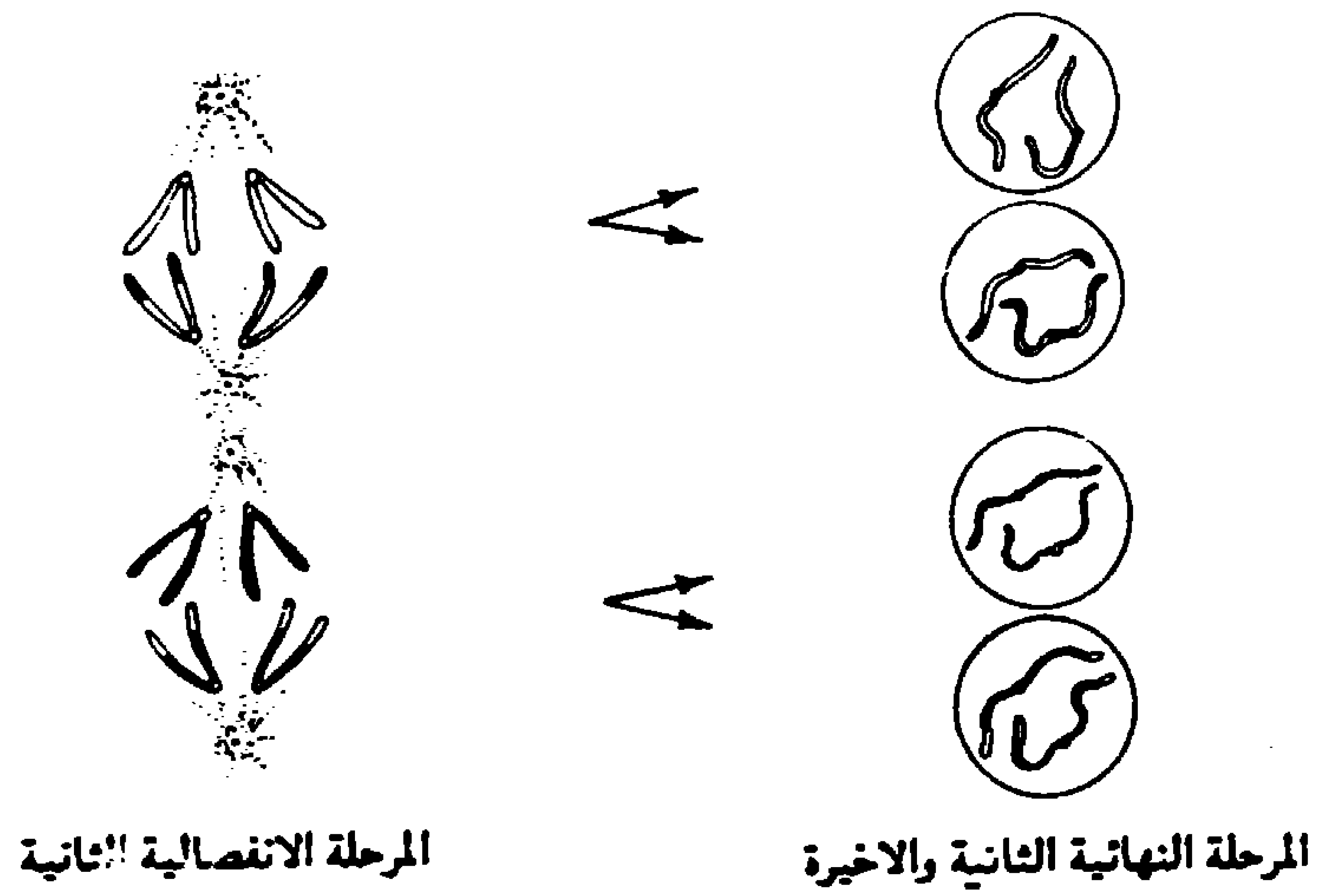


مرحلة بينية — المرحلة النهائية الأولى

نهاية الانقسام الميوزى الأول



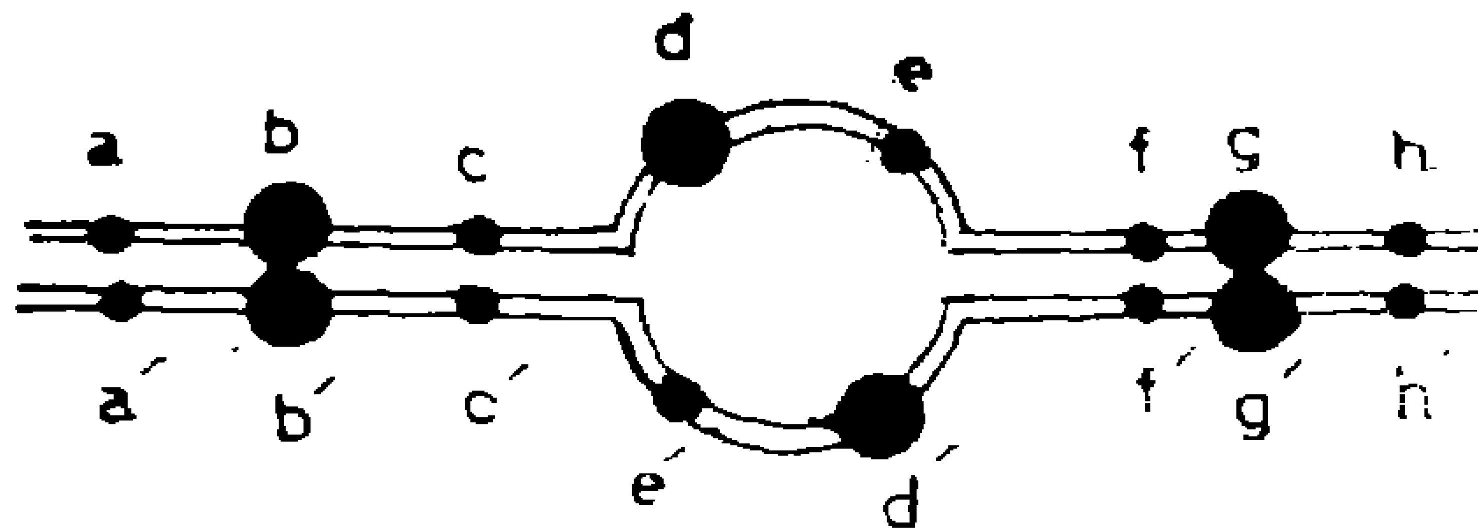
المرحلة الاستوائية الثانية — المرحلة التمهيدية الثانية



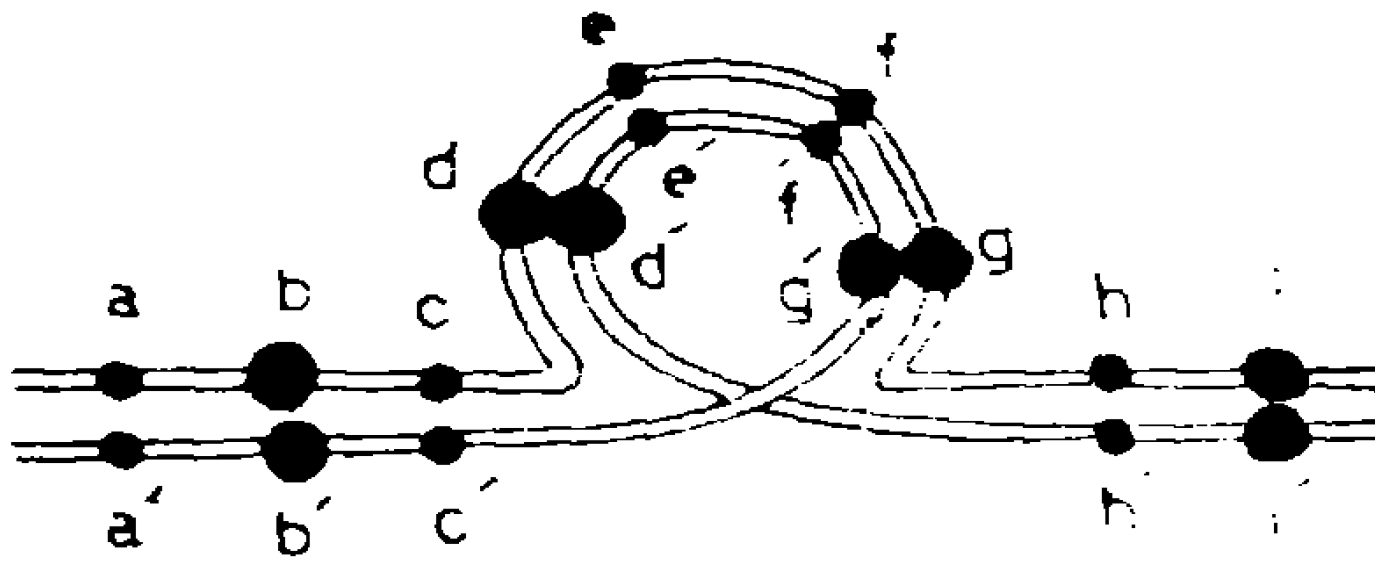
المرحلة النهائية الثانية والاخيرة — المرحلة الانفصالية الثانية

الطور الضام Pachytene stage (pachynema) :

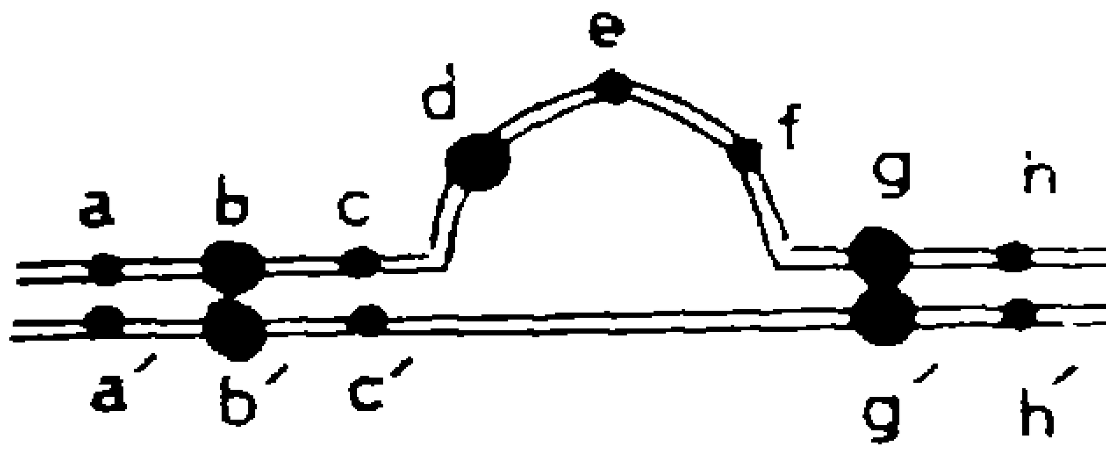
عندما يتم ازدواج الكروموسومات يقال أن النواة أصبحت فى الطور الضام وتصبح الكروموسومات أقصر وأغلظ . ونتيجة لهذا الازدواج فإن العدد الظاهرى لهذه الكرموسومات يختزل الى نصف عددها .إلا أن هذا الاختزال ما هو إلا إختـــزال ظاهرى فقـــط حيث أن كل (خيط) يكون مزدوجا أو ثنائيا bivalent or diads "أو وحدة كروموسومية ثنائية " وكل وحدة كروموسومية ثنائية تقابل كروموسوم من كروموسومات الإنقسام المتيوزى العادى الذى يتكون فى منتصف المرحلة التمهيدية . ويجب ملاحظة أن الوحدة الكروموسومية الثنائية تتكون عن طريق ازدواج كروموسومين كاملين بدلا من انشطار كروموسوم واحد كما فى حالة



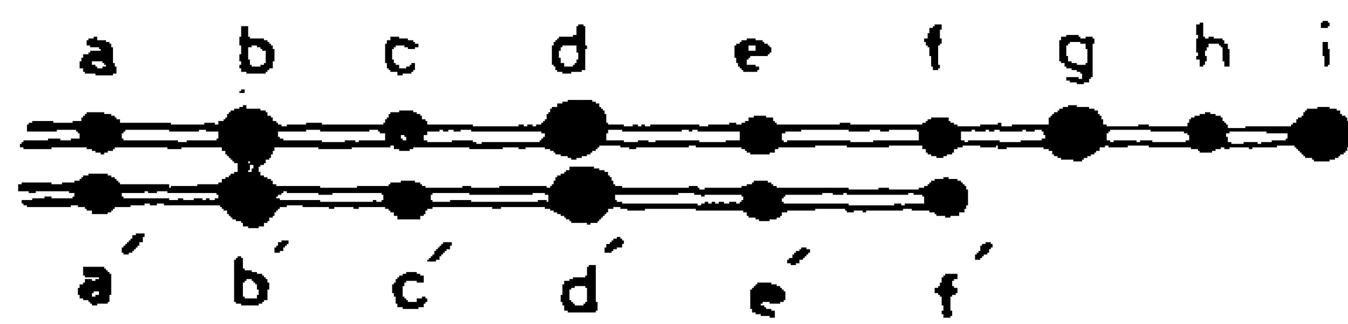
أ (منقلبان) الكروموسومان منبعجان للخارج



ب الكرومـــوســـومان منبعجـان للخارج



جـ - إنقلاب أحد الكروموسومين وفقدان قطعة منهما



د - فـقـــدان قطعـــة مــــن الكـروموسومات

شكل (١١٣)

شكل يوضح ازدواج الكروموسومات

الإنقسام الميتوزى . وهناك اختلاف هام آخر وهو أن كل من ثنائيات الطور الضام بها سنترويران يكون ملتصقين ببعضهماالبعض بينما كروموسوم المرحلة التمهيدية للإنقسام المتيوزى له سنترومية واحدة فقط .

ويحدث فى منتصف الطور الضام تقريبا انشقاق طولى فى كل كرموسوم نظير فى مستوى عمود على مستوى الإزدواج ، ونتيجة لهذا أن كل وحدة كروموسومية ثنائية تتكون من أربعة كروماتيدات ولهذا كان يطلق عليها سابقا " بالرباعيات " tetrads ويطلق علي كروماتيد في كل نظير " بالأبناء الكروماتيدية " daughter chromatds .

ويمكن تقسيم الطور الضام الى طور " ذو الشريطين " diads (قبل أن تنشطر الكروموسومات) وإلى طور " ذو الاربعة اشرطة " tetrads (بعد انشطار الكرموسومات) . وعند ابتداء الطور الضام يمتد كل خيطين بالتوازى لبعضها البعض ثم يبدءان فى الإلتفاف حول بعضهما البعض ولذلك فإنه عندما يحدث الانشطار تنتج أربعة خيوط ، اثنان منها يلتفان حول الإثنين الآخرين . وعندما يحدث الانشطار الطولــى للكروموسوم قد تتكســر الكروماتيدات " الداخلية المتناظرة" homologous chromatids فى نفس المستوى العرضى ثم يحدث تبادل بين قطع الكروماتيدات بينما لا تحدث عملية التبادل هذه بين الأبناء الكروماتيدية ويعرف هذا بالعبور crossing over ولهذا فإن الكروماتيديتين الخارجيتين تبقيان كما هما .

الطور الانفراجى Diplotene stage :

يبدأ الطورالانفراجى بمجرد أن تنشطر الكروموسومات المتماثلة طوليا ثم تأخذ فى الابتعاد عن بعضها البعض لكي تنفصل عن بعضها بمعنى أن قوة التجاذب بين الكرموسومات المتماثلة تنقلب الى قوة تنافر بعد عملية الإنشطار الطولية للخيط الواحد . وانفصال الكروموسومات المتماثلة لا يكون انفصالا تاما حيث تبقى هذه الكروموسومات متصلة ببعضها فى بعض النقاط التى عرف بالكيمازما chiasma (الجمع كيازماتا) chiasmata. وتمثل هذه الكيازمات نقاط التبادل بين الكروماتيدات المتناظرة كما تعبر هذه النقاط القاعدة الاساسية للعبور الوراثى وتوجد الكيازماتا فى كل الحيوانات والنباتات ما عدا فى حالات قليلة . ويوجد على الأقل كيازما واحدة فى كل ثنائى أو قد يوجد أكثر . والكيازماتا عامة تكون بينية بمعنى أنها تتواجد بين نهايات الكروموسومات . والكيازمات تختزل تدريجيا وتتحرك خارجيا على طول الكروموسوم . ويطلــق على هــذا الاختزال عمليّة " الانزلاق الطرفى " terminilization .

الطور الشتكي Diakinesis :

هذا الطور يقابل المرحلة المتأخرة التمهيدية للإنقسام المباشر ويتميز هذا الطور بانكماش الكروموسومات واستمرارية الانزلاق الطرفي حتى تختفي الكيازماتا نهائيا . ويتم لانتقال بين الطور الانفراجي والطور التشتتي بصورة تدريجية . وفي الطورالتشتتي تستمر الثنائيات الكروموسومية في الانكماش عن طريق التحلزن .

وقد امكن باستخدام تقنية خاصة توضح تركيب كل كروماتيدة حيث وجد أنه حلزون مزدوج تكون فيه كل حلقة من الحلزون الرئيسي مكونة من حلقات عديدة من الحلزون غير الرئيسي (minor) . ونتيجة لتغلظ الكروماتيدات فإنه يصعب رؤية وتمييز الفاصل بينها والذي كان يرى بوضوح أثناء المرحلة الوسطية والنهائية للطور الانفراجي . وتسلك النويات سلوكا مشابها لسلوكها في عملية الانقسام المباشر . ويتم الدوران بابتداء الطور التشتتي ولكن عملية الانزلاق الطرفي تستمر حتى الطور الاستوائي للإنقسام الميوزي الاول . وعندما تتم عملية الانزلاق الطرفي نجد أن أعضاء الثنائيات المتماثلة تبقى متصلة أو مرتبطة فقط عند الأطراف البعيدة التي تستقر بها السنتروميرات .

المرحلة قبل الاستوائية Pre-metaphase stage :

كما هو الحال في عملية الإنقسام غير المباشر نجد أن الفترة بين اختفاءالغشاء النووي وبين اللحظة التي يتم فيها تكوين المغزلي تكوينا كاملا يطلق عليها " بالمرحلة الاستوائية " . وخلال هذه المرحلة تصل عملية الانزلاق الطرفي إلى قمتها وتتجه الثنائيات إلى الخط الاستوائي للمغزل وتبدأ المرحلة الاستوائية .

المرحلة الاستوائية الأولى First metaphase stage :

تختلف هذه المرحلة عن المرحلة الاستوائية للانقسام المتيوزي الجسمي في أن كل ثنائي يحتوي على سنتروميرين (قطعتين مركزيتين) مستقلتين عن بعضها لا تنقسمان كما هو الحال في الانقسام الميتوزي . وتقع السنتروميرات على مسافات متساوية أعلى أو أسفل الخط الاستوائي . ويجب ان نتذكر أن كل كروموسوم في الانقسام الميتوزي به سنتوومير واحد فقط ولهذا فان جميع السنتروميرات تقع في المستوى (الخط) الاستوائي .

المرحلة الانفصالية الأولى First anaphase stage :

نتيجة لقوة التنافر فإن كل سنترومير يرحل في اتجاه قطب المغزل الأقرب ويجذب خلفه الكروماتيد المتصل به . وأثناء هذه العملية نجد أن الكيازمات التى تنزلق طدفيا تتحرك على طول نهايات الثنائى وفى المرحلة الانفصالية المتأخرة تستطيل المنطقة الوسطية للمغزل ويتم انفصال كل ثنائى الى وحدتين (نصف ثنائى) أى إلى كروموسومين .

المرحلة النهائية الأولى first telophase stage :

عندما تصل كل مجموعة من كروموسومات المرحلة الانفصالية إلى القطب المقابل أو المناظر تبدأ المرحلة النهائية . وهذا يماثل ما يحدث فى الانقسام الميتوزى العادى عدا أن كل مجموعة كروموسومية تكون احادية النترومير . وقد تبقى الكرموسومات فى صورة مكثفة . وفى هذه الحالة نجد أن الكروماتيدات الشقيقة تنفرج بعضها عن بعض وينتج من الانقسام الاختزالى الأول تكون أمهات المنى الثانوية فى الذكر وأمهات البيض الثانوية فى الأنثى . ويتبع المرحلة النهائية فترة قصيرة تعرف ما " بين الانقسام" أو " الفترة البينية " interphase وقد لا تثبت الكروموسومات فى هذه الفترة وتختفى ظاهريا وتمر بالحالة التى تتميز بها النواة البينية ، وقد تبقى فى الحالة المكثفة ولا تمر بأية تغيرات بين المرحلة الانفصاليه للإنقسام الأولوبين المرحلة الإستوائية للإنقسام الثانى .

الانقسام الميوزى الثانى Second meiotic division :

وهو يمربنفس الخطوات الرئيسية التى حدثت فى الانقساماالاول ، وتشتمل على :

الطـور التمهيدى الثانى Second prophase stage :

وفيه تنقسم كل حبيبة مركزية - سنتريول - إلى قسمين يرحل كل منها إلى القطب المواجه فى الخلية ويتكون المغزل ويختفى الغشاء النووى وترتبط الكروموسومات بالالياف المغزلية وما يزال كل كروموسوم ومتكونا من كروماتيدتين.

الطور الاستوائى الثانى second metaphase stage :

تترتب الكروموسومات على خط استواء المغزل ويتكون كل كروموسوم من ثنائى يتكون من كروماتيدتين تتصلان بعضهما ببعض عند السنترومير (القطعة المركزية).

الطور الانفصالى الثانى Second anaphase stage :

ينقسم السنترومير الذى يربط كل كروماتيدتين وتنفصل الكروماتيدات الشقيقة عن بعضها وترحل فى اتجاه الاقطاب المتقابلة وقد أصبحت كل كروماتيدة الآن كرموسوما مستقلا .

المرحلة النهائية الثـانية Second telophase stage:

فى كل مجموعة مقابلة تتجمع الكروموسومات بالقرب من القطب المقابل للمغزل ثم تستطيل وتصبح قصيرة رفيعة ويتكون الغشاء النووى حول كل مجموعة كروموسومات . وبهذا تتكون النواتان وتحتوى كل منها علي العدد الفردى للكروموسومات .

تعليق على الانقسام الميوزى Comment on meiosis :

يتكون الانقسام الميوزى من انقسامين متتاليين . وفى الانقسام الأول يمر نصف عدد الكروموسومات الى كل من النواتين الشقيقتين . وفى الانقسام الثانى ينشطر كل كروموسوم الى كروماتيدتين ، وفى النهاية تنتج أربع أنوية من الخلية الأصلية – وتحتوي كل منها على العدد الفردى (n) من الكروموسومات . وعلى ذلك تتكون اربع جاميتات تحتوى كل منها علي (n) كروموسوم .

وعندما تتحد جاميتتان مع بعضهما ينتج الزيجوت الذى يحتوى على ٢ ن (2N) ولو أن هذا الانقسام الاختزالى لم يحدث لا ازدوجت الكروموسومات عند كل اندماج .

وبالاضافة الى ذلك فإن عملية العبور التى يحدث فيها تبادل الجينات تجعل الزيجوت المتكون يستقبل مجموعة متنوعة من العوامل الجينية (الوراثية) كل من الأب والأم ، ويعمل هذا على " التنوع الوراثى " genetic variation .

الفصل الثامن عشر

الكروموسومات والوراثة CHROMOSOMES AND GENETICS

الوراثة السيتولوجية CYTOGENENTICS

الوراثة هى علم التوريث . والتوريث يعنى انتقال الصفات التشريحية والفسيولوجية والمعنوية من جيل إلى جيل وطبعا لا يدخل فى هذا انتقال التقاليد والتعليم .

وتتكون مادةالتوريث من تراكيب دقيقة تعرف بالجينات التى تنتظم فى متتاليات مستقيمة فى الكروموسومات والجين هو العامل الوراثى الذى يحدد ظهور صفة معينة .

والمقصود بالوراثة السيتولوجية العلاقةالمتبادلة بين علم الخلية وعلم الوراثة ويتضح هذا من الحقيقة الثابتة بأن الكروموسومات هى التى تحمل العوامل الوراثية وأى تغير يحدث فى الكروموسومات ينعكس على المكونات الوراثية فى النوع الناتج .

ويختص علم الوراثة السيتولوجية أساسا بالبنيان الخلوى والجزيئى للتوارث والتنوع والطفرات وتطور الكائنات الحية .

الوراثة المندلية Mendelian Genetics

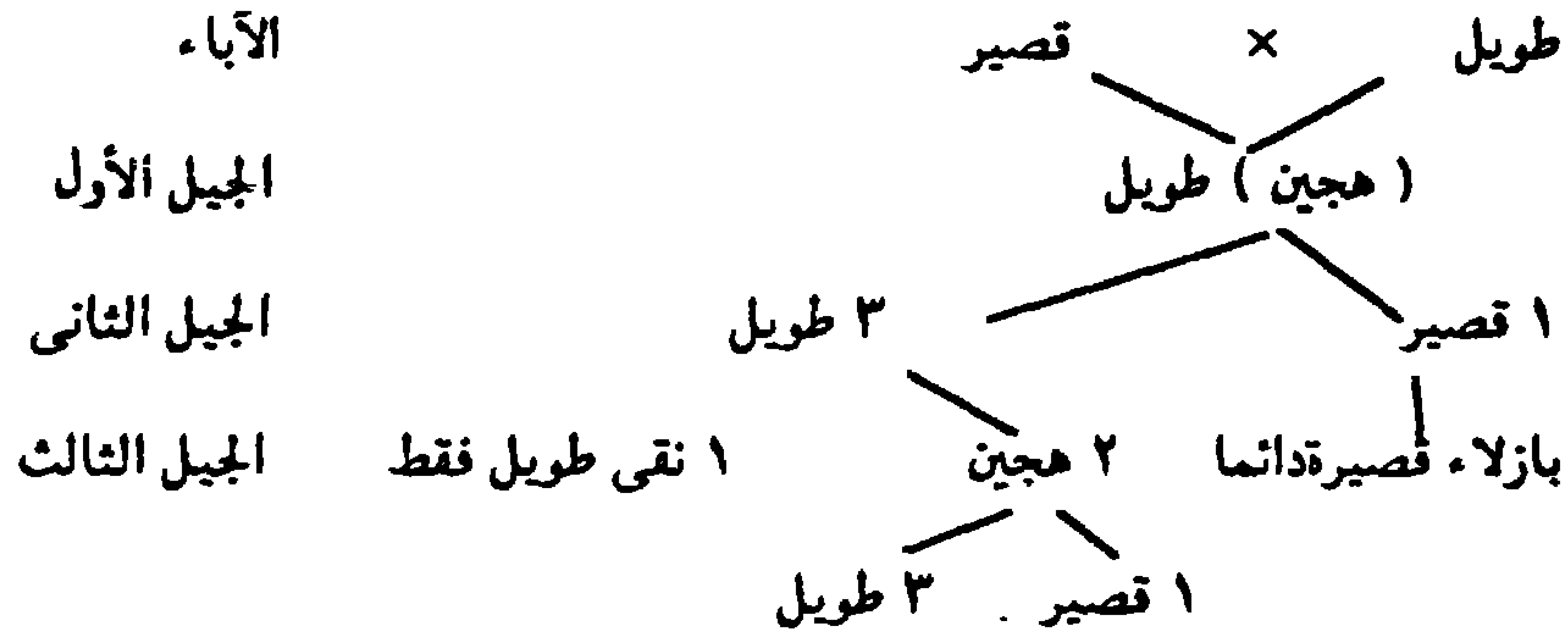
ملحوظة هامة : على الرغم من التقدم المذهل فى علوم الوراثة ، فإنه لاتزال هناك حاجة ضرورية إلى مراجعة واستذكار أساسيات هذا العلم التى تجم عنها كل هذا التطور ، ويرجع الفضل فى ذلك للعالم جريجور مندل Gregor Mendel ١٨٦٥) الذى اكتشف القانونين الرئيسين للتوارث والذى بنيت عليه النظرية الحديثة للوراثة . وقد تم إعادة اكتشاف أعمال مندل للتوريث فى عام ١٩٠٠ والاعتراف بدور الكروموسومات فى عملية تكوين الإمشاج وكذلك دورها فى عملية الإخصاب وقد أعطى هذا إيضاحا سيتولوجيا للأعمال التى قام بها مندل كما افتتح حقولا جديدة فى السيتولوجيا النووية الذى أدى إلى ظهور "علم الوراثة السيتولوجية" Cytogenetis

لقد نشرت نتيجة تجارب مندل على بازلاء الحديقة فى سنة ١٨٦٦ فى مجلة محلية للتاريخ الطبيعى حيث توارت لمدة ٣٤ عاما حتى أعيد اكتشافها بواسطةالعلماء كورنز وتشرماك ودى فريز (Correns, Tscermak & devries) كل على حده بعد وفاة مندل بستة عشرعاما .

قانون مندل الأول First Mendelian law

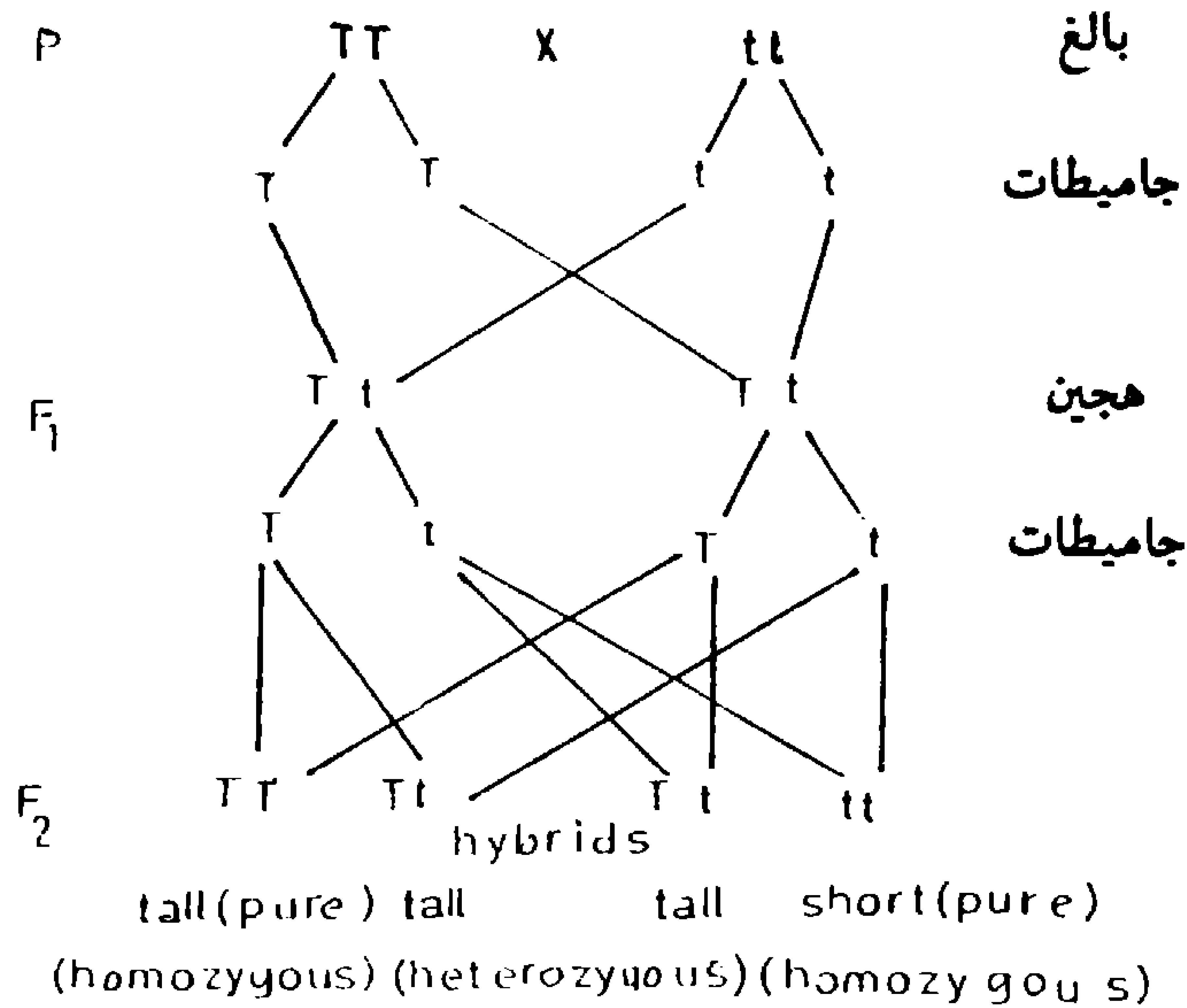
* قانون انعزال الجينات * Law of gene segregation

لاحظ مندل أنه اذا تزاوج نوع طويل مـــن البازلاء مع نـــوع قصير فإن الافراد الناتجة (الهجن) للجيل الأول تكون كلها نباتات طويلة . واذا تركت هذه النباتات للتلقيح الذاتى فإن الخلف أو الأبناء (الجيل الثانى) تكون طويلة وقصيرة بنسبة ٣ طويل : ١ . واذا تركت بازلاء الجيل الثانى القصيرة للتلقيح الذاتى فإنها تعطى افرادا قصيرة فقط . وعندما تترك بازلاء الجيل الثانى الطويلة لكى تتلقح ذاتيا فاإن ثلثها ينتج أفرادا كلها طويلة مما يدل على انها قية بالنسبة لصفة الطول بينما ينتج الثلثان المتبقيان بازلاء طويلة وقصيرة بنسبة ٣ : ١ وذلك لأنها تحمل عوامل الطول والقصر .



وتفسرالنتائج السابقة بإفتراض أن الخلايا الجرثومية للنوع الطويل تحتوى على عامل الطول . (يجعل النبات طويلا وهذا العامل يعرف بالجين) كما يحمل النوع القفصير عامل (هجين) عامل القصر - افراد الجيل الأول تحتوى على كلا الجنيين . ويشترك أحد الأبوين بجين الطول كما يشترك الأب الآخر بجين القصر وحيث أن افراد الجيل الاول كلها طويل فإنه يتضح أن جين الطول هو الجين السائد وأن جين القصر هو الجين المتنحى . وعندما يجتمع الجينان مع بعضهما البعض فإن الجين السائد يمنع الجين المتنحى من أن يعبر عن نفسه .

ومن المعتاد الاستدلال على العامل أو الجين السائد فى اى تزاوج بين الأبوين بواسطة حرف كبير و المتنحى بالحرف الصغير المقابل ، وفى حالتنا هذه فإن حرف T يدل على صفة الطول وحرف t على صفة القصر. نسبة ٣ : ١ التى تظهر فى الجيل الثانى (Tt) يمكن تفسيرها كما يلى : تحتوى الخلايا الجرثومية اليافعة للجيل الأول(T) على جين الطول وعلى جين القصر (t) واثناء عملية الانقسام الاختزالى (الميوزى)ينفصل الجنينان عن بعضهما ولهذا فان نصف البويضات يحتوى على جين الطول (T) والنصف الاخر يحتوى على جين القصر (t) كما يحدث هذا بالنسبة لحبوب اللقاح . وتكون فرصة اخصاب أيبويضة بأى حبيبة لقاح يعطى فى المتوسط نسبة ٣ طويل الى ١ قصير هذا بالنسبة للصفات المظهرية (المظهر الخارجى) ولكن يوجد ثلاث انواع منأافراد الجيل الأول بالنسبة للتركيب الجينى :٢٥٪ يحتوى على جنيات الطول و ٢٥٪ يحتوى على جينات القصر (هذان النوعان نقيان بالنسبة للطول وبالنسبة للقصر) و ٥٠٪ تحتوى على جين الطول وعلى جين القصر .



ملحوظة :

تتواجد الجينات أزواجا وتعرف بالأليلات alleles التى آتى احدهما من الأب وأتى الإليل الآخر من الأم وتشغل الاليلات اماكن متناظرة على الكروموسومات المتقابلة وهى الالكروموسومات المتماثلة وقد يكون زوج الجينات أو الاليلات متشابها (نقية) pure أو قد تكون غير متشابهة (خليط أو هجين) hyrid .

بالنسبة للشكل المظهرى ينتج نوعان : ٣ طويل : ١ قصير ولكن بالنسبة للتركيب الجينى فيوجد ثلاث أنواع .

ولهذا يمكن القول أنه إذا كانت الهجائن فى أى جيل تشبه بعضهاالبعض فى كل الصفات الجسيمية فإنها تكون ذات شكل مظهرى واحد وتعرف مجموع الصفات التى تظهر على الفرد بالشكل المظهرى phenotype . وهذا الاصطلاح ينطبق على الأفراد التى لها صفات متشابهة .

ويطلق على " المحتوى الجينى " genotype لأى كائن حى بالتركيب الجينى أى انها الحيوى الجينى للفرد . ويطلق هذا الاصطلاح على مجموعة الأفراد تكون متطابقة فى المحتوى الجينى .

وقد يتبين من تجارب التربية على الحيوان نفس النتائج ، فمثلا عندما يتزاوج خنزير غينى اسود مع خنذير غينى آخر أبيض اللون فإن النسل الناتج يكون أسود اللون . معنى ذلك ان اللون الأسود هو السائد على اللون الأبيض . وفى الجيل الثانى تكون النسبة ٣ أسود : ١ أبيض .

قانون مندل الثانى Second Menddelian law

قانون التوزيع الحر Law of independent assortment :

تناول قانون مندل الأول نتائج تزاوج الهجين الأحادية . وتطبيقا لهذا القانون فإن الجيل الأول للتزاوج أحادى الهجن يكون تركيبه الوراثى متماثلا ولكن فى الجيل الثانى فإن وحدتى الصفات و(الجينات) تنعزل بنسبة عددية معينة حسب نوع التزاوج والقاعدة السيتولوجية للقانون الأول هى انفصال فردا كل زوج ومن الكروموسومات المتماثلة اثناء الانقسام الميوزى إلى جاميتات مختلفة .

أما قانون مندل الثانى ، فانه يتناول نتائج تزاوج الهجائن الثنائية ونتائج الهجن العديدة بمعنى تزاوج بين افراد بها زوج أو أكثر من زوج من الاليلات أو الصفات . وينص هذا القانون على ان كل زوج من الأليلات يتوزع مستقلا كما لو كانت الأليلات الأخرى غير موجودة بحيث ان نسبة التوزيع بالنسبة لكل ازواج الصفات المقصودة يمكن احصاؤها بربطها بنسب التوزيع

الفردى . والقاعدة السيتولوجية لهذا القانون تكمن فى الحقيقـة أنه أثنـاء الانقسام الميوزى (الاختزالى) ينفصل أعضاء كل فردين فى كل زوج من الكروموسومات المتماثلة وتذهب إلى الجاميتات المختلفة ويجب أن يفهم أن كل زوج من الكروموسومات يتحرك مستقلا عن الأزواج الاخرى . وينطبق قانون التوزيع الحر فقط على الجينات التى تقع على ازواج مختلفه من الكرموسومات .

مثال : الفروة السوداء فى أحد سلالات الفئران تسود على الألبينو (الأبيض) والشعر المستقيم (الناعم) سائد على صفة الشعر المتموج أو الخشن ، وعندما يتزاوج فأر البينو ذو شعر يتموج مع فأر اصيل بالنسبة للون الأسود وبالنسبة للشعر المستقيم ، فان افراد الجيل الاول تكون كلها هجين بالنسبة لكلا الجنيين وتكون سوداء ذات شعر ناعم .

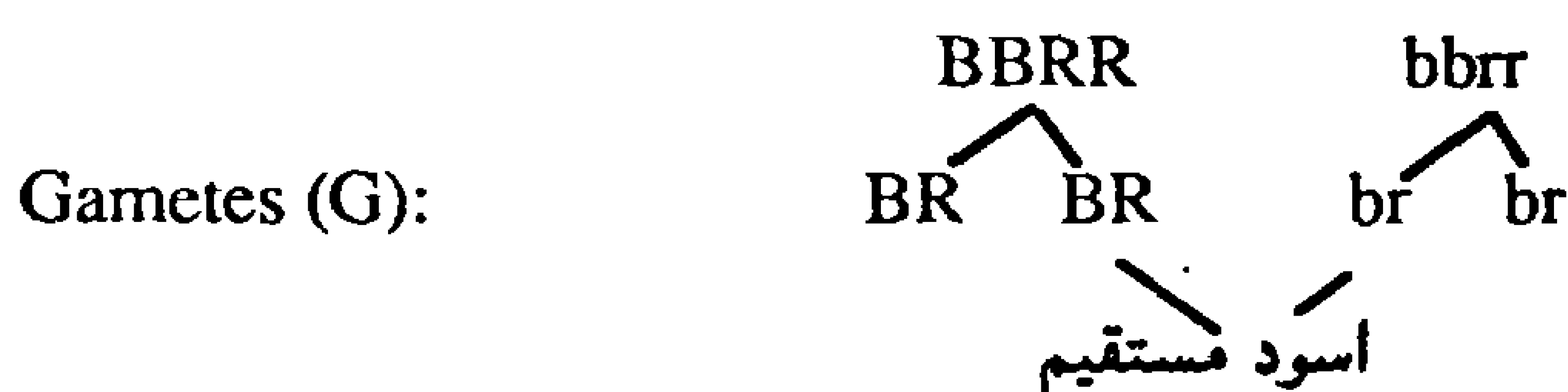
وجين الشعر الاسود السائد يمثل بحرف B وجين الألبينو المتنحى بحرف b وجين الشعر المستقيم السائد بالحرف R وللشعر المتموج المتنحى بحرف r . وعلى هذا فإن التمثيل بالرموز للفرد الأسود ومستقيم الشعر BBRR' وللألبينو المجعد الشعر bbrr . والأب الأول ينتج جاميتات تركيبها الجينى BR والأب الآخر ينتج جاميتات يحمل br ويكون ناتج الجيل الاول BbRr وهو الذى نتج مّن اتحاد جامستين من هذه الجاميتات المختلفة . وعند تكوين الجاميتات فى أفراد الجيل الأول F1 . وتنفصل الكرموسومات التى تحمل العامل B عن الكروموسوم الذى يحمل r . وتكون حركة هذين الزوجين من الكروموسومات مستقلة عن بعضها البعض بحيث يتكون أربع جامينات متساوية فى عدد هذه الازواج الاليلية وهذه الجامينات هى : BR - Br - bR - br

وعندما تتزاوج أفراد الجيل الأول ببعضها البعض نجد أن الأربعة أنواع من الحيوانات المنوية المنتجة من الذكور لها فرص متساوية فى تلقيح إحدى البويضات الاربعة التى تكونها الإناث . وبهذا فان هناك ١٦ توافقا (اتحادا) يحتمل ان تتكون أى ان هناك ١٦ احتمالا لتكوين البويضات المخصبة (الملقحة) .

وأنسب طريقة لتحديد التوافقات (الإحادات) المتوقعة الناتجة من الاتحاد العشوائى بين الجاميتات هو أن تمثل التزاوجات على شكل رقعة الشطرنج checker board plan مع كتاب عوامل أو جينات الجامينات الذكرية على الخط الرأسى والمؤقتة على الجانب الافقى .

وتمثل الحروف داخل كل مربع اتحاد جاميتة ذكرية باخرى انثوية لتكوين الزيجوت ويمثل عدد المربعات فى رقعة الشطرنج عدد النتائج المحتملة. ويستدل من اتحاد الرموز فى اى مربع على الشكل المظهرى phenotype والتركيب الجينى genotype للافراد .

Parents, (P) : أسود مستقيم البينومجعد الاباء :



F1 : BbRr

انظر الجدول المرفق

يمكن الاستدلال على التركيب الجيينى والشكل المظهرى من هذا الجدول . وتكون نسبة التراكيب المظهرية :

٩ أسود مستقيم (يظهر السائدان)
٣ أسود مجعد (يظهرالسائد الأول والمنتحى الثانى)
٣ ألبينو مستقيم (يظهر السائد الثانى والمنتحى الأول)
١ البينو مجعد (يظهر المنتحيان)

نفس هذه النسبة يحصل عليها بسهولة اكثر بعملية ضرب نسبتى الإنعزال لكلا الزوجين لوحدة الصفات اى لكل صفة مستعملة ولهذها فإن :

تعطى ٣ أسود : ١ البينو
تعطى ٣ مستقيم : ١ مجعد
(١ مجعد + ٣ مستقيم) × (٣ اسود + البيو) تعطى
٣ مستقيم البينو + ٣ أسود مجعد + ٩ اسود مستقيم + ألبينو مجعد (واحد)

الارتباط Linkage

يطلق على الجينات التى تقع على نفس الكرموسوم بالجينات المرتبطة Linked genes ولا ينطبق قانون مندل الثانى على هذه الجينات المرتبطة وتظل الجينات الواقعة على نفس الكروموسوم مرتبطة ببعضهاعندما تنتقل من فرد الى آخر . ومن الطبيعى أنه عندما يدخل جينان يقعان على كروموسوم واحد فى عملية تزاوج بين أحد الابوين فانهما يبقيان مع بعضهما فى الأفراد الناتجة .

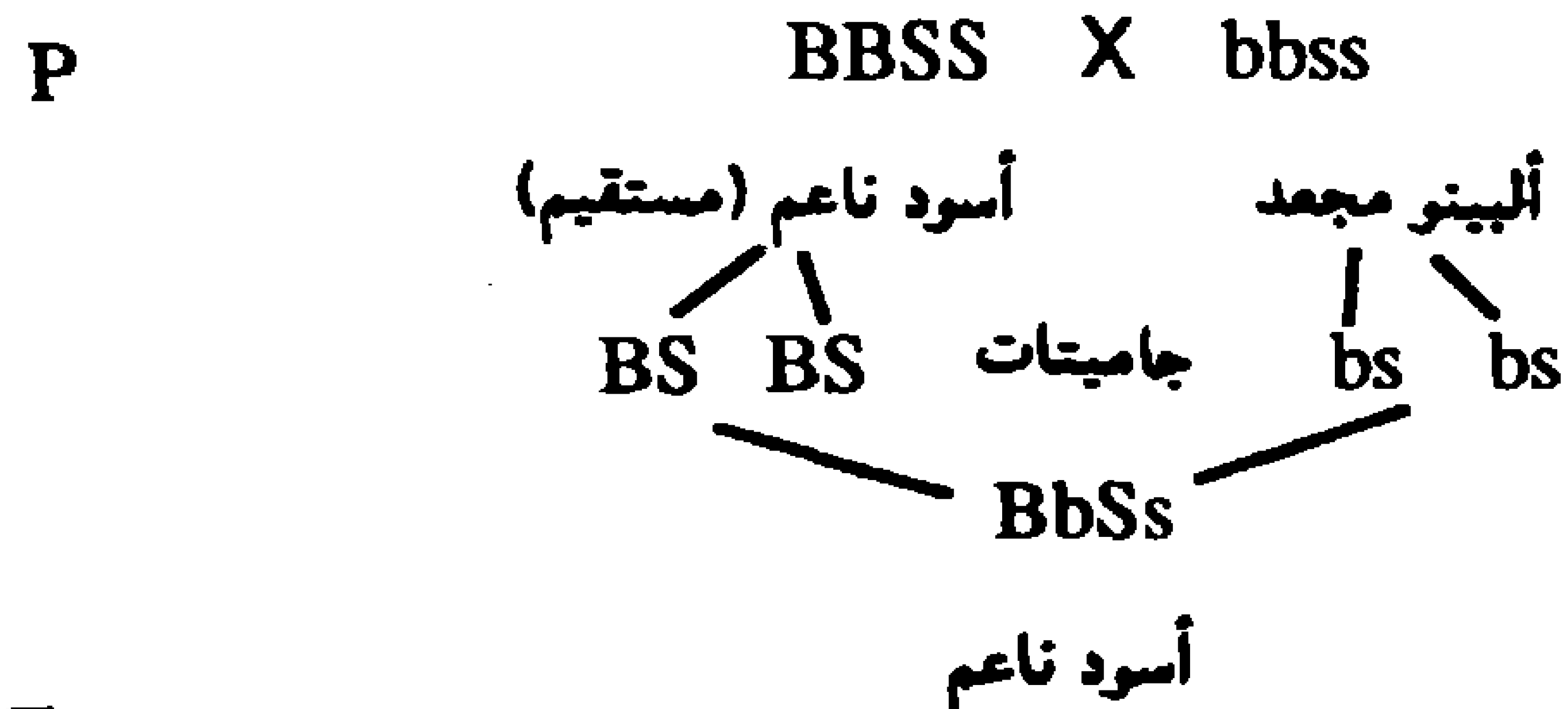
توجد درجات متباينة من الارتباط تتراوح بين الارتباط التام حيث تبقى الجينات دائما مرتبطة ببعضها على نفس الكروموسوم فى الاجيال المتعاقبة بينما توجدحالات أخرى تبدى الجينات ميلا ضعيفا جدا لأن تلتصق ببعضها بل تميل إلى التوزيع الحر . ويوضح المثال التالي الارتباط التام فى ذبابة الفاكهة " الدورسوفيلا " . منذ تزاوج ذبابة برية ذات جسم رمادى (gray) وذات اجنحة طويلة (long) بذبابة اخرى تظهر طفرتان متنحيتان همالون الجسم الاسود (black) والجناح المختزل (vestigeal) فإن نسل الجيل الأول (F1) يكون رمادى الجسم طويل لأجنحة أى انه يكون مظهريا مشابها للأبوين البريين .

وظاهرة الإرتباط هذه شائعة بين الحيوانات والنباتات . وقد أدى اكتشافها إلى التقدم فى معلوماتنا عن عملية التوديث . وعن طريق سلسلة طويلة من التجارب الوراثية امكن تنظمي صفات دبابة الدروسوفيلا إلى مجاميع تبعا لعلاقة الإرتباط بينها . وتعرف هذه المجاميع بالمجاميع الارتباطية linked groups وقد وجد أن عدد مثل هذه المجاميع يمثل العدد الفردى للكروموسومات . وهذه الحقيقة أعطت مؤازدة إضافية للرأى القائل أن الكرموسومات هى التى تحمل الجينات وتحدد الصفات الوراثية .

العبـــور Crossing over

العبور هو تبادل القطع بين الكروموسومات المتماثلة وهو نادرا جدا ما يكون تاما ويحدث فى الحيوان والنبات وفى كلا الجنسين وفى مرحلة تسبق مباشرة الانقسام الميوزى وعندما يتم الاتزان أو اقتران الكروموسومين المتماثلين يحدث تبادل اجزاء متساويية بين كرماتيدين غير شقيقتين وهذه هى عملية العبور التى تمكن الجينات من الانتقال من

P

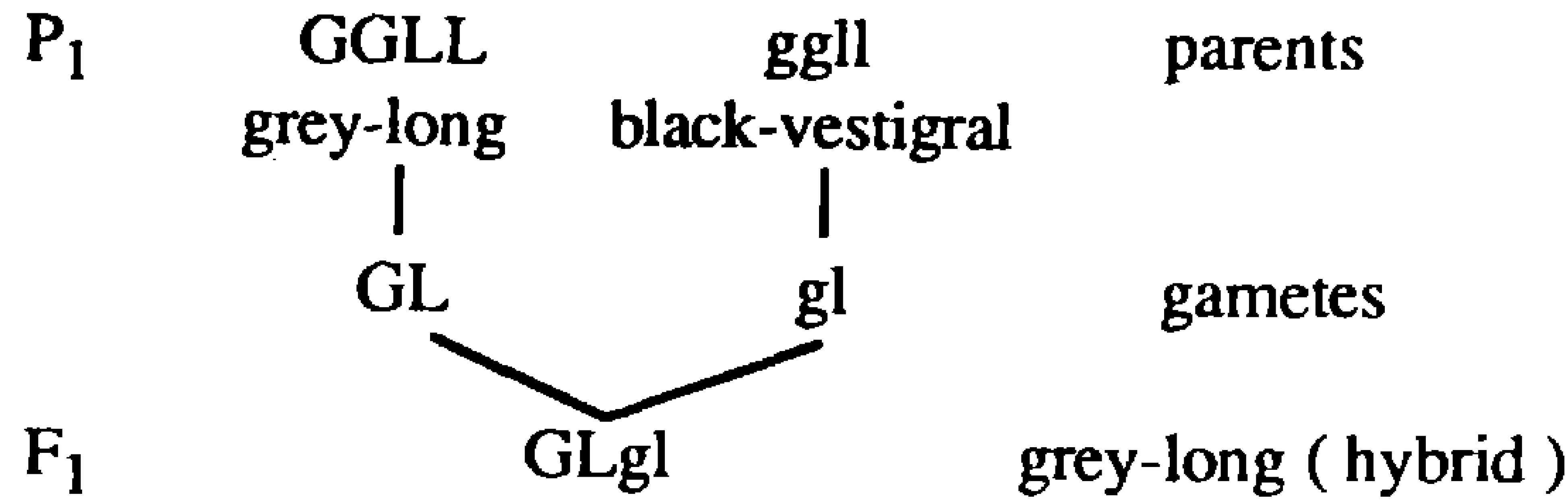


F_1

BbSs x BbSs

♂ gametes	BS	Bs	bS	bs
♀ gametes BS	BBSS black straight اسود ناعم	BBSS black straight اسود ناعم	BBSS black straight اسود ناعم	BBSS black straight اسود ناعم
Bs	BBSs black straight اسود ناعم	BBss black wavy اسود مجعد	BbSs black straight اسود ناعم	Bbss black wavy اسود مجعد
F2 bS	BbSS black straight اسود ناعم	BbSs black straight اسود ناعم	bbSS albino straight البينو ناعم	BBSs albino straight البينو ناعم
bs	BbSs black straight اسود ناعم	Bbss black wavy اسود مجعد	bbSs alpino straight البينو ناعم	bbss alpino wavy البينو مجعد

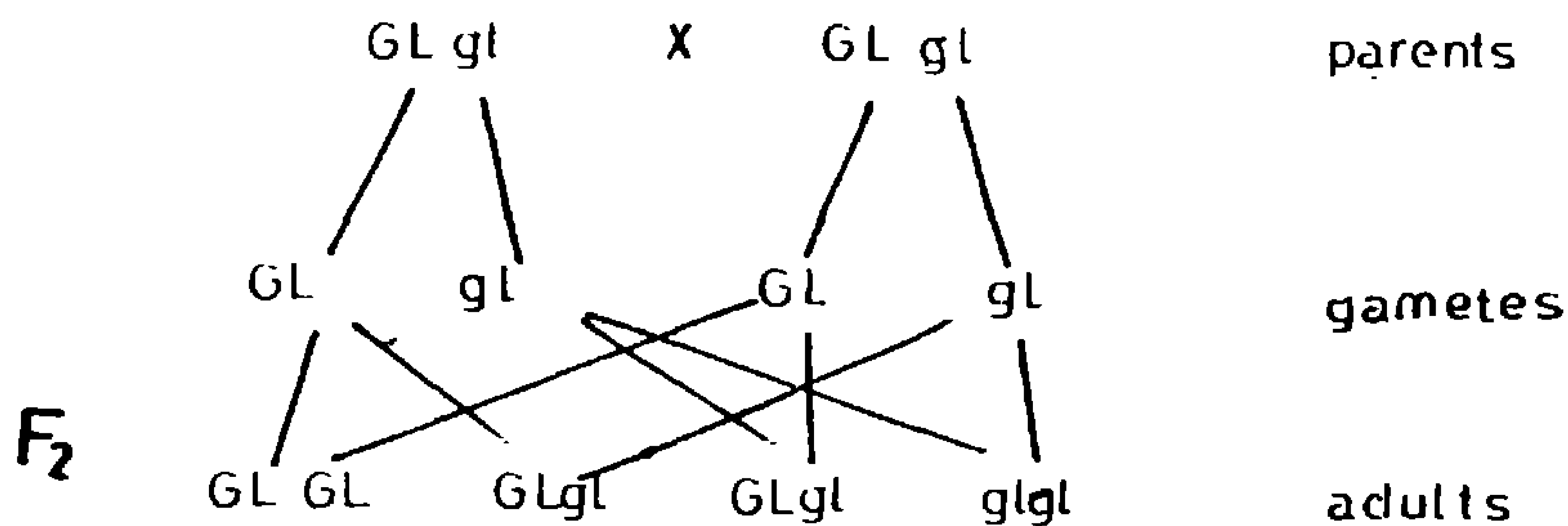
كروماتيدية الى الكروماتيدة المقابلة فى المجموعة الكروماسومية الثنائية وتنضم إلى مجموعة مختلفة من الجينات .وتدل الشواهد على أن العبور لا يتم عشوائيا ولكنه يعطى نتائج عددية محددة كما يبين فى هذا المثال .



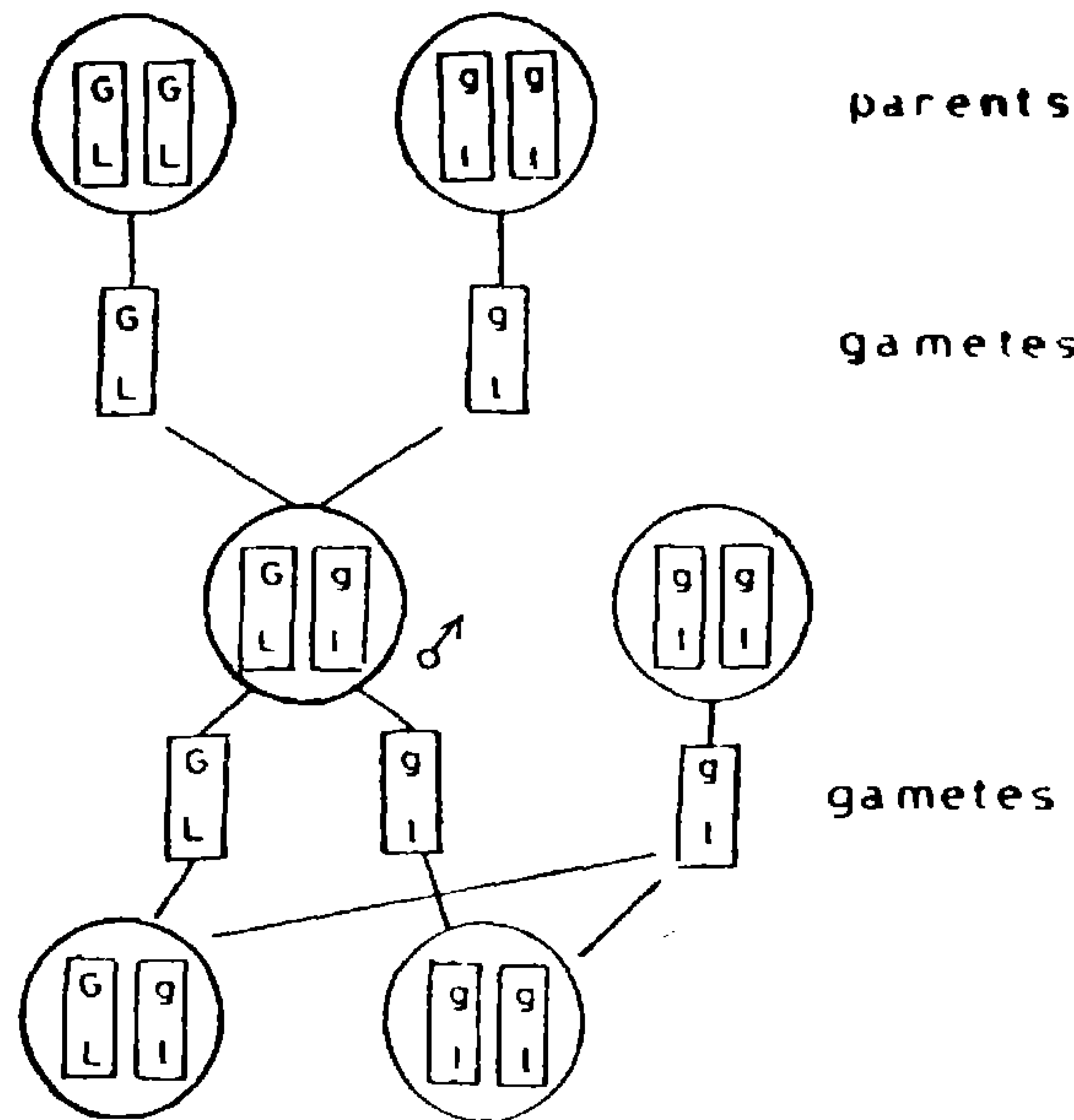
عند تزاوج أنثى الدرسوفيلا الرمادية ذات الجناح الطويل مع ذكر اسود له جناح مختزل فإن النسل الناتج فى F1 يكون كله رماديا ذا اجنحة طويلة . واذا تزاوجت أنثى ثنائية الهجين من الجيلF1 مع ذكر له الصفتان المنتخبتان (اسود - مختزل) فإن النسل الناتج يتكون من أربعة انواع وهى رمادى - طويل ، اسود - مختزل ، وهما يماثلان الاجداد (الاباء) وتتكون مجموعتان جديدتان هما رمادى - مختزل ، اسود - طويل ويطلق عليها مجموعتى العبور Crossovers . فى هذه التجربة نجد ان ٨٣٪ (٤١٫٥ + ٤١٫٥) من الناتج لم يحدث بها عبور ، ١٧٪ (٨٫٥ + ٨٫٥) حدث بها عبور او مجاميع جديدة new combinations .

ويجب ملاحظة ان التوزيع الحر يشمل الكرموسوم ككل ولكن العبور الوراثى يتناول اجزاء فقط من الكروموسومات .

ويمكن تمثيل المثال المذكور بالاشكال التالية :



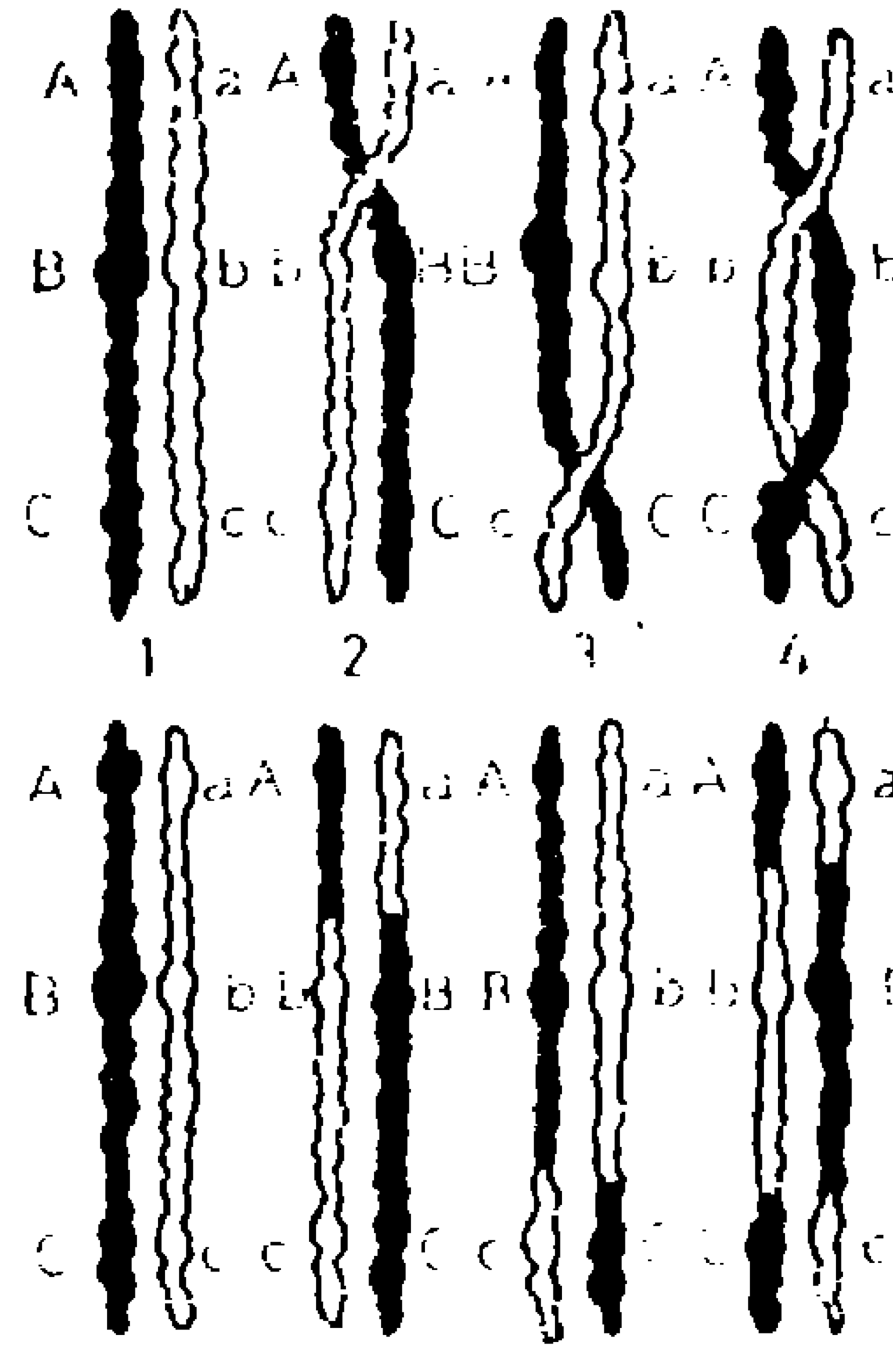
ويتضح من هذا الشكل انه فى الكروموسومين أن صفتى الرمادى والطول تدخلان مع بعضهما فى تزاوج ثنائى الجين وتخرجان مع بعضهما بمعنى أنهما مرتبطان ونفس الصفة تحدث بالنسبة للصفتين الاخرين (اسود - ومختزل) ولكن فى كروموسومين آخرين قد حدث العبور حيث انتقل جين اللون الاسود الى الكروموسوم الاخر وانتقل الجين - الرمادى إلى الكروموسوم الذى انتقل منه جين اللون السود



الكيازماتا Chiasmata

لقد ذكر سابقا انه اثنا الطور الانفراجى diplotene stageفى الانقسام الميوزى تميل الكرموسومات المتماثلة الى الانفصال عن بعضها ولكنها تبقى متصلة فى بعض النقط القليلة حيث نجد ان كروماتيدين من الاربعة كروماتيدات تتقاطعان مع بعضهما ، ومكونة شكل × وتعرف هذه بالكيازماتا . ونستطيع أن نحدد الكيازماتا بانها تتكون من كروماتيدين من الكرماتيدات الأربعة لمجموعة ثنائية الكروماتيدات فى مستوى واحد فى نهاية الطور الضام ثم

تلتحمان حتى يتم تبادل القطع (العبور) بين الكروماتيدين (واحد منها من الأب والآخرى من الأم) كل كيازما ما هى الا علامة على حدوث العبور الوراثى والكيازماتا ظاهرة عامة- ما عدا حالات قليلة فى النبات والحيوان .



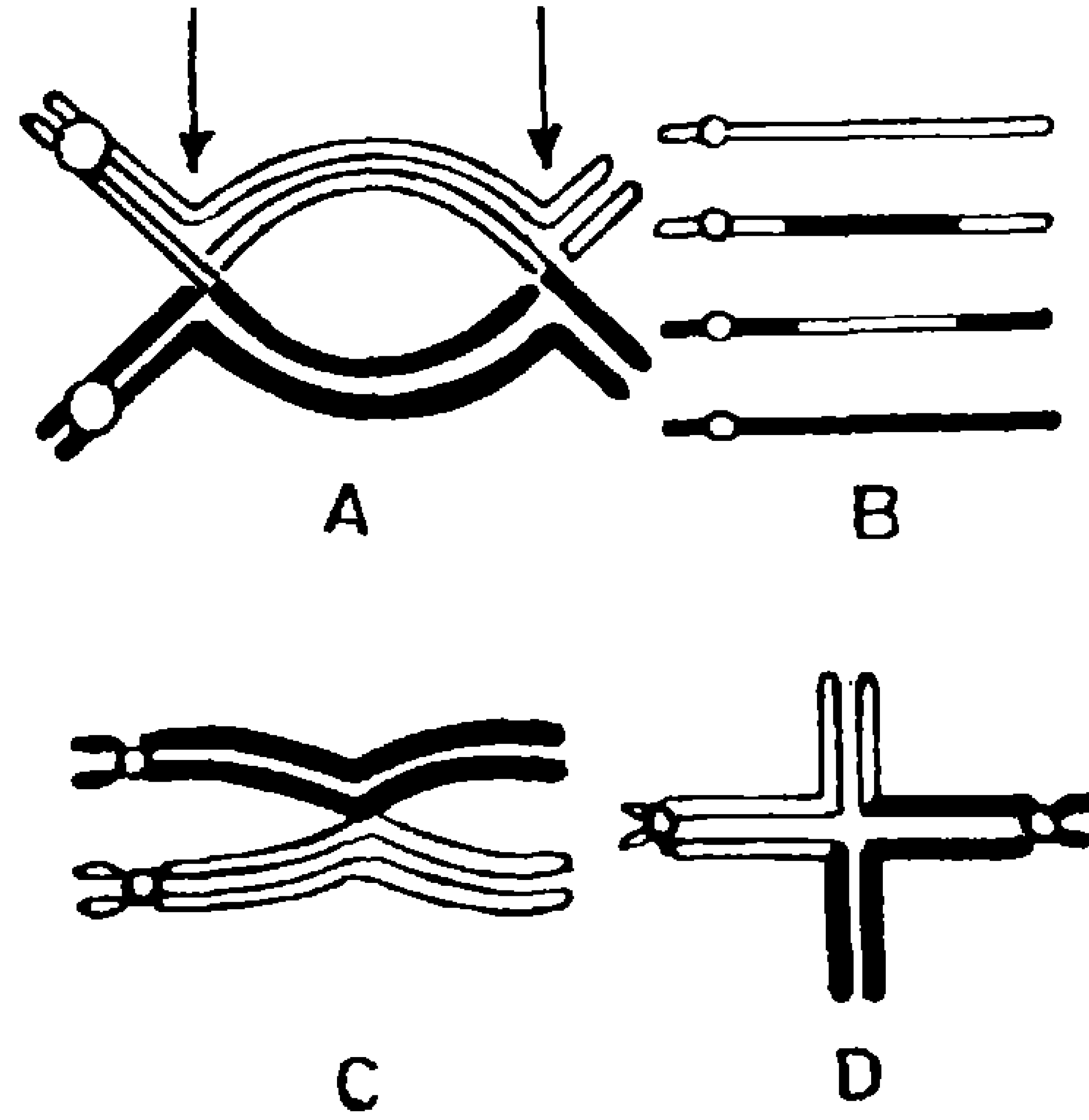
(شكل ١١٤)
شكل يبين ميكانيكية العبور بين الكروماتيدات

وبسبب وجود قوة التنافر التى تعمل بين الكروموسومات المتماثلة فى المجموعة الثنائية اثناء الطور التشتتى diplotene stage فانه تتكون لفات بين الكيازمات ولهذا فان الطور التشتتى له مظهر معين فالثنائى ذو الكيازما الواحدة التى تقع فى منتصف الطريق على امتداد طول الثناى bivalent مكونة تركيبا ذو أربعة أذرع بينما الثنائى عديد الكيازماتا يظهر به عدة لفات مصحوبة بنصف لفة عند نهاية من النهايات .

فى المجموعة الثنائية ذات الكيازما الواحدة يدور ذراعان من الاذرع فى المجموعة الخلال بزاوية مقدارها ١٨٠ درجة (بالنسبة للذراعين الآخرين) وينتج عن ذلك ان الثنائى bivalent ذو الكيازما الواحدة فى المرحلة التشتتية المبكرة يصبح مشابها للمرحلة التشتيتية النهائية .

فى حالة المجموعة الثنائية عديدةالكيازماتا فإن الدوران يكون عادة خلال زاوية مقدارها ٩٠° . ولهذا فإن اللفات المتتالية بين الكيازماتا تصبح واقعة فى مستويات عمودية على بعضها البعض .

من الواضح أن الكرموسومات التى تنفصل فى الطور الانفصالى anaphase stage للانقسام الميوزى الأول لا تكون مطابقة للكروموسومات التى ازدوجت خلال الطور الإزدواجى zygotene stage نتيجة للكسور التى حدثت اثناء المرحلة التشتيتية pachytene stage والذى يحدث فى مستوى واحد فى كروماتيدين من الاربع كروماتيدات لمجموعة كرمـوسومية



(شكل ١١٥)
شكل آخر يبين خطوات العبور

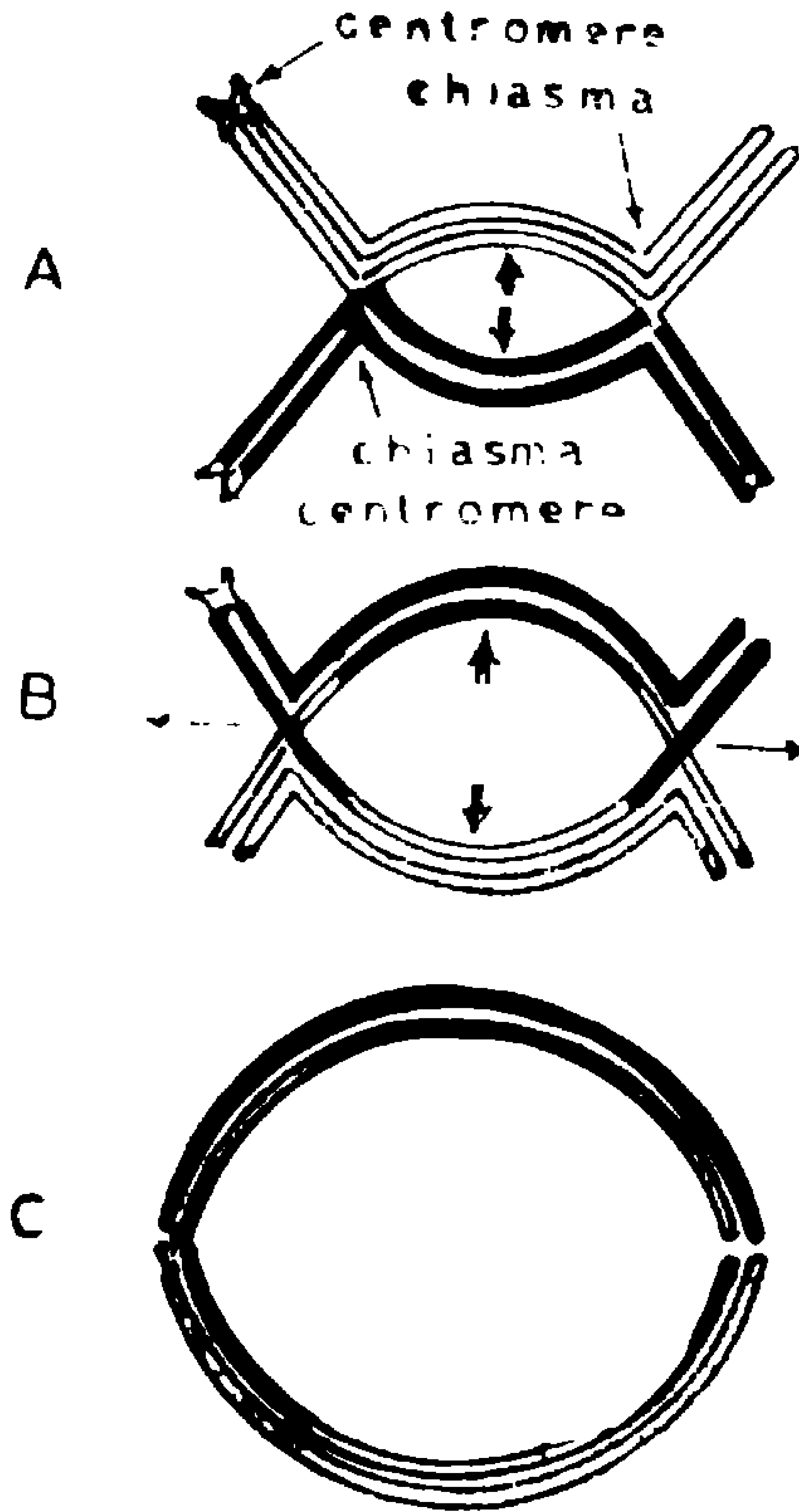
الثنائية . وينتج عنه تبادل القطع بين الكروموســومات الاتية من الاب والاخرى الاتية من الأم . ولهذا فإن هاتين الكرماتيدتين تكونان خليطا نتيجة لهذا التبادل .

ومن المحتمل أن يحدث الكسر فى كروماتيدة بسبب تركز الشد أو الاجهاد فى الكروموسومات التى تلتف التفافا حلزونيا . ونتيجة لهذا الكسر فان الشد يقل فيالمناطق المجاورة على الكرموسوم وعلى هذا فإن العبور لا يحدث على جانبى الكيازما وهذا ما يعرف بالتداخل interference .

ويختلف عدد الكيازماتا فى الكروموسومات المختلفة ويوجد على الأقل كيازما واحدة فى كل ثنائى، وقد يوجد العديد من الكيازمات قد يصل الى ١٣ كيازمات فى المجموعة الثنائية . ومتوسط عدد الكيازماتا التى توجد فى الثنائى او فى المجاميع الثنائية لنواة واحدة

عرف بالتردد الكيازمى chiasma frequency . واذا كان فى المتوسط كيازما واحدة فى كل ثنائى فإن الثنائى يقال عن انه له تردد كيازمى = ١ .

واخيرا فإنه فى بعض الأنواع يحدث العبور فى مناطق محددة ومعينة ولكنه قد يحد ث أيضا فى اى منطقة فى الكرموسوم .



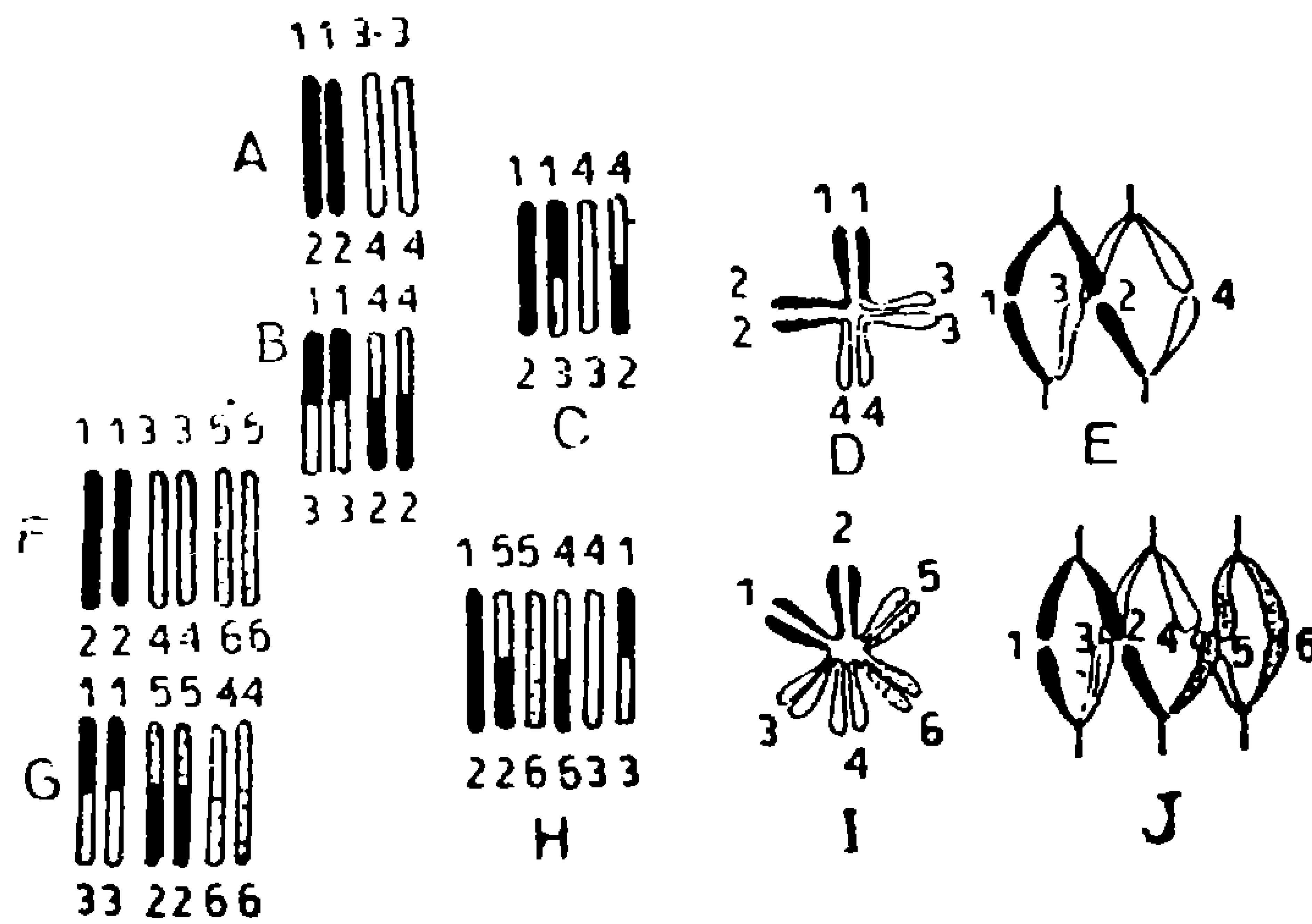
(شكل ١١٦)
خطوات انتهاء الكيازماتا

الانزلاق الطرفى Terminilization

من التغيرات التى تحدث فى الثنائيات الكرموسومية أن تتحرك الكيازماتا تنتحركا طفيفا فى اتجاه نهايات الكروموسومات وقد يحدث ان تنتقل الكيازماتا إلى النهايات القصوى

للثنائي الكروموسومى . وفى هذه الحالة فإن الكرماتيدات الاربعة تبقى ملتصقة عند نهايتها . ويجب ملاحظة ان الكيازما المرئية تتحرك لكن النقط التى تلتقى عندها الاجزاء الكروموسوميه الآتية من الاب وتلك الاتية من الأم قد التحمتا مع بعضها أى ان (نقط العبور الوراثى) لا تتحرك مطلقا .

ويرجع الانزلاق الطرفى الى قوة التنافر التى تكون كامنة داخل اللفات الكروموسومية المغلقة او الكاملة عنها فى نصف اللفات الموجدة عـــند الأطراف وقد تستمر فى الطور الاستوائى .



(شكل ١١٧ ب) تبادل اجزاء الكروماتيدات

التغيرات التركيبية للكروموسومات

Structural rearrangements of chromosomes

سبق ذكر بعض التغيرات الكروموسومية فى اثناء عملية الإنقسام الإختزالى مثل الإنقلاب inversion والانفصام deletion واحيانا ينتقل جزء من كروموسوم الى كروموسوم اخر لا يكون متماثلا ويظلق عليه هذه العمليه الإحلال او الانتقال translocation . وعملية الاحلالهذه قد تستلزم او لا تستلزم تبادل عكسى للأجزاء وقد ينتج بذلك كروموسوم بدون سنتروميز بينما يكون للكروموسوم الاخر سنتروميدان ولهذا فإنهما لا يسلكان سلوكا طبيعيا أثناء عملية الإنقسام غير المباشر .

ويحدث الإحلال العكسى فى الطبيعة فى بعض الحيوانات وبعض النباتات ويجب أن تميز بين الاحلال والعبور ، ففى الإحلال نجد أن قطعة من كروموسوم تلتحم بالكروموسوم غير المماثل (مناظر) والذى يبقى غيرمكسور ولكن فى العبور يوجد تبادل عكسى بين أجزاء متناظرة للكروموسومات المتناظرة .

وعندما تنفصل قطعة من الكروموسوم ثم تلتصق بكروموسوم مناظر ، أو عندما تنفصل قطعة من كروموسوم فانها تترك خلفها كروموسوما ناقصا فقد مجموعة من الجنيات التى كانت تقع على الجزء المفقود . وفقدان جزء من الكروموسوم نتيجة لعملية الكسر عندنقطة أو نقطتين تعرف بالانفصام deletion وعملية الانفصام هذه . وكذلك عملية الانقلاب inversion عادة ما تكونان عمليات اضافية . ووجود قطعة أو قطع من الكروموسوم اكثر من مرة على نفس الكرموسوم تعرف بالإزدواج أو التضاعف duplication هذه القطع قد تتبقى متجاورة لبعضها او قد تكون منفصلة عن بعضها وقد تكون مقلوبة او تشل موقعها المعتاد فى الكرموسوم .

التغيرات فى الأعداد الكروموسومية Changes in chromosome nunbers

وهذه تشمل الحالات التالية :

المجموعة الاحادية : Haploidy بعضو النباتات والحيوانات لها مجاميع كروموسومية أحادية بمعنى مجموعة فردية من الجينات وهذا يعنى أن الكروموسومات والجينات المناظرة (المماثلة) غائبة وامثلة ذلك الحشرات مثل ذكور النمل الدبور والنحل .

المجموعة التعددية Polyploidy : وهذا يعنى وجود اكثر من مجموعتين احاديتين من الكروموسومات ومثل هذه الحالات قد تكون ثلاثية املجموعة triploidy أو رباعية أو خماسية Pentaploidy tetraploidy ... وهكذا . والخلايا التى تتواجد بها التكرارية الكرموسومية غالبا ما تقابل فى بعض الحالات المرضية ويمكن التوصل اليها باستخدام مواد خاصة مثل الكولشاسين وبتأثير البرودة الحرارة ومثل هذه العوامل تعمل على منع تكون المعزل ، ولهذا فإن انقسام الخلية لا يصل الى نهايته . وبعد فترة معينة تبدأ الخلية عملية انقسام ثانية فى هذه الحالة تكون مزدوجة العدد الكروموسومى .

مجموعة زائدة الكروموسوم Aneuploidy

كروموسوم زائد Polysomy

فى هذه الحالة نجد ان كروموسوم أو اكثر يتضاعف .ويقال عندئذ ان الكائن الحى عديد الكروموسومات polysomic. ويحدث هذا نتيجة فشل الكرومومسومات فى الانفصال أثناء الانقسام الميوزى . وقد يحدث ان أحد الكروموسوم الذى يصحب نظيره ويذهب الى نفس قطب المغزل ويدخل معه فى نفس الجاميتة ، وتعرف هذه الظاهرة ايضا " عدم الانفصال " non-disjn uction وعندما تتحد مثلدهذه الجاميته مع جاميتة عادية فإن الفرد الناتج يعرف بثلاثى الكرموسوم trisomy (ثلاثى الاجسام) وقد ينتج من ذلك بعض الصفات الوراثية غير العاديية مثل المنجولية nongolism فى الإنسان .

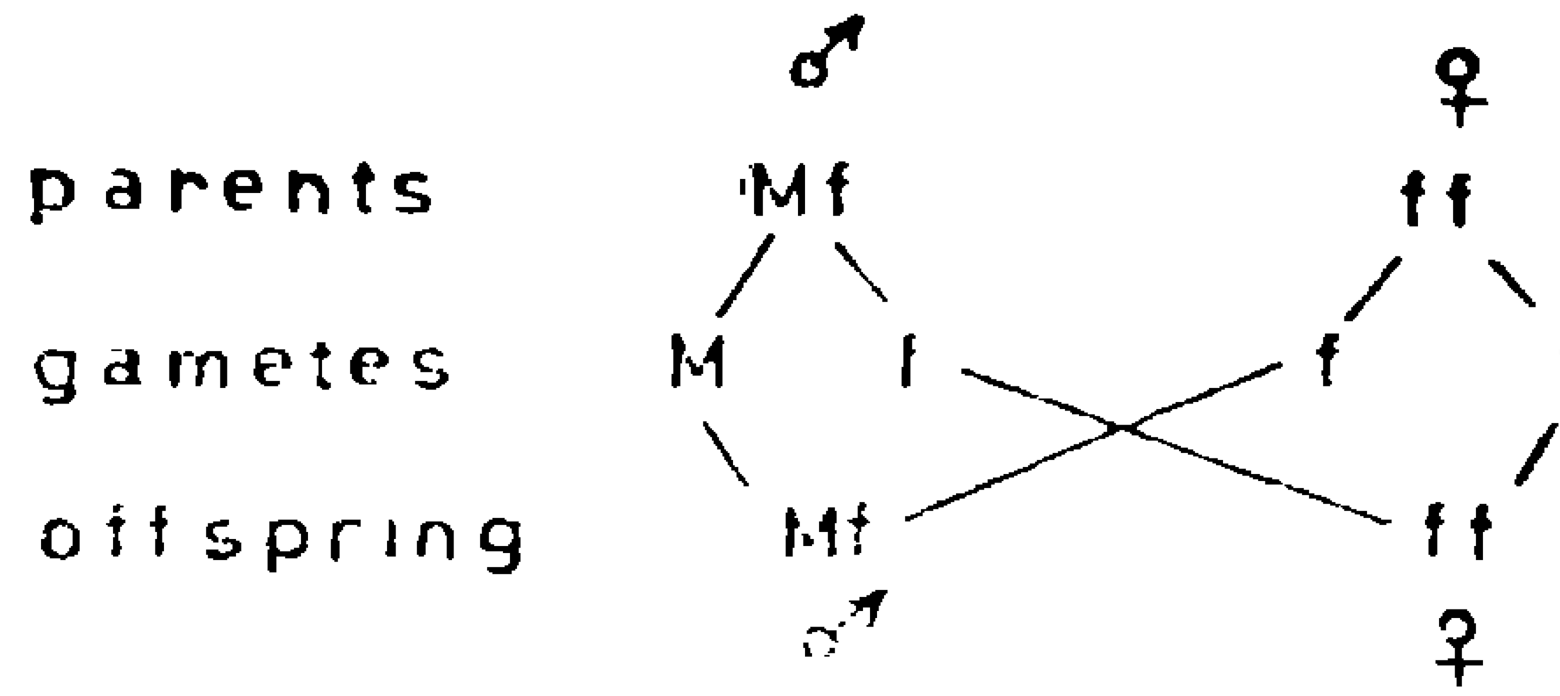
مختلفات المجموعة الكرموسومية Alloploidy :

وينتج هذا النرع من الاختلاف الكروموسومى عند تزاوج بين نوعين من الكائنات الحية التى بها مجاميع مختلفة من الكروموسومات . ويكون للهجين الناتج عدد كروموسومى مختلف عن الأبوين وذلك مثل نتاج البغل mule نتيجة تزاوج الحمار والحصان .

الفصل التاسع عشر

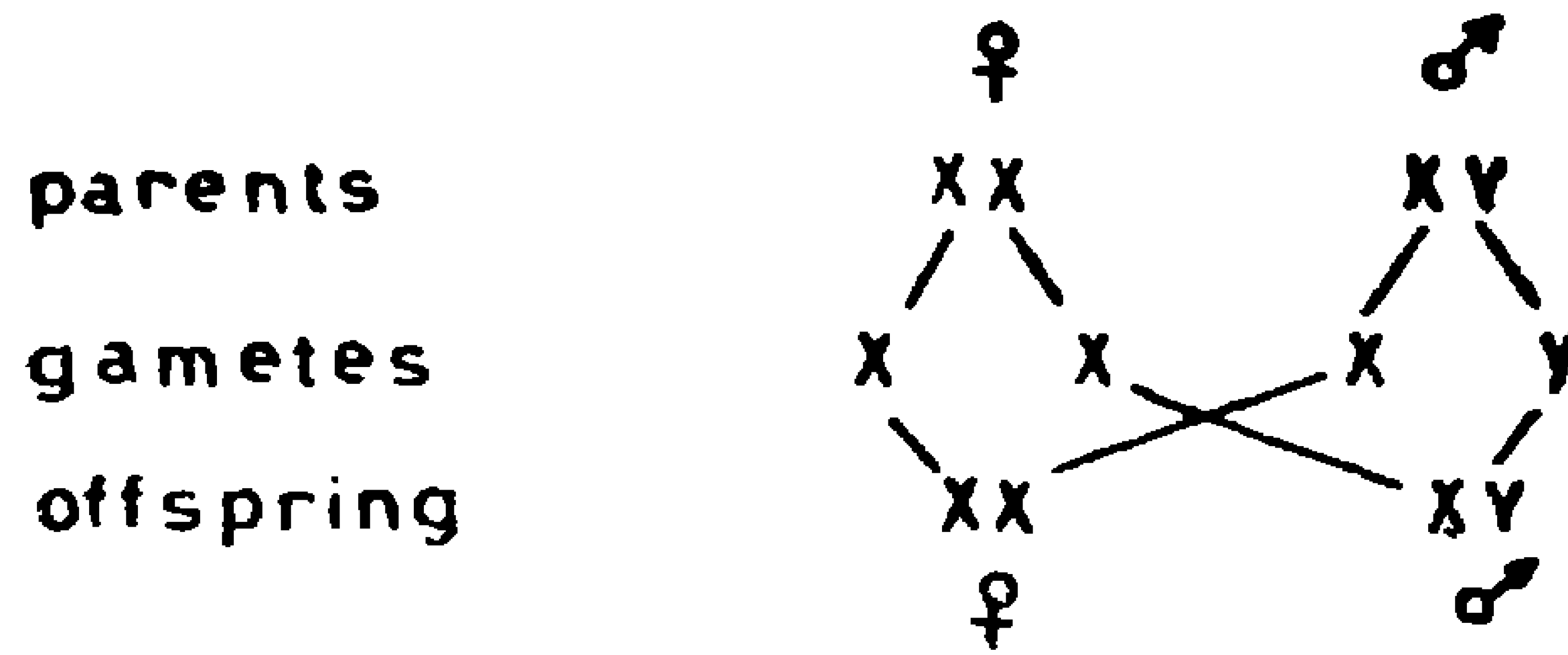
الكروموسومات وتعيين الجنس
CHROMOSOMES AND SEX DETERMINATION

على الرغم من أن عملية تحديد الجنس معلومة إلى حد ما إلا أنه ليس هناك طريق معروفة للتحكم فى جنس النسل الناتج . وقد وضعت افتراضات مختلفة لها مدلول تاريخي هام ومنها ما افترضه داوسون Dawson بأن المبيض الأيسر والمبيض الأيمن يعطيان بويضات تنتج ذكورا واناثا بالتبادل ، وهذا اعتقاد خاطئ حيث أنه إذا أزيل مبيض من امرأة أو من حيوان فان المبيض المتبقى ينتج ذكورا واناثا . وهناك افتراض آخر وضعه شنك shank وهو أنه إذا اعطيت الانثى غذاءا خاصا فانه يؤثر على نوع الجنين ومن المعلوم تماما الآن أنه لا يمكن تغيير الذكر إلى انثى والعكس عن طريق التغذية لأن الجنس يتحدد وقت اخصاب البويضة . وتشير الدراسات الوراثية أن الذكورة والأنوثة ما هى إلا صفات وراثية تنتقل من الأباء الى الأبناء بنفس الطريقة التى تنتقل بها الصفات الوراثية والأخرى وبمعنى آخر فإن الجنيات الجنسية توجد فى الكروموسومات . وكان كورنز Correns (١٩٠٧) هو الذى أظهر لأول مرة أن تحديد الجنس يتم تبعا لقانون مندل لإنعزال العوامل وقد درس كورنز فى هذا المجال نبات البريونيا الذى به النبات الذكر هجينا - النبات الانثى نقيا متنحيا .



وقد اظهرت الأبحاث انه فيما عدا الطيور والفراشات - نجد أن الذكور مختلفة الجاميتات وهذا بمعنى أن الذكر ينتج جاميتات من نوعين : (ذكور - واناث) . أما البيض فكلها متشابهة الجاميتات (نوع واحد فقط) . ولهذا فان مشكلة تنظيم تحديد الحبس تكون متوقفة على نوع الحيوانات المنوية التى تنتج ذكورا أو اناثا .

وتوجد فى كل الحيوانات كروموسومات جسمية أو ذاتية autosomes تعرف بالكروموسومات العادية علاوة على الكروموسومات الجنسية sex chromosomes ويوجد كروموسومات جنسيان فى الانسان هما x , y . وينفصل كروموسوم × وكروموسوم عن بعضهما أثناء انقسام الخلايا بحيث أن نصف الحيوانات المنوية تحتوى على ٢٢ كروموسوم جسمى + × كروموسوم والنصف الاخر يحتوى على ٢٢ كرموسوم جسمى + y . اما البويضات الناضجة فكلها تحتوى على × كروموسوم . فإذا لقح حيوان منوى يحمل × بويضة ما فإن الكائن الناتج يكون اثنى . ولكن اذا كان الحيوان المنوى يحمل Y ويلقح البويضة فإن النسل يكون ذكرا وهذا يعرف بنظام XX - XY تحديد الجنس .



ومن الحقائق المعروفة ان الحيوانات المنوية للأنسان تنقسم الى مجموعتين متساويتين مجموعة × ، ومجموعة Y كروموسوم ولذلك فانه نمكن افتراض بان الجنسين يتساويان فى العدد فى العشاء على الاقل بالنسبة للسن المبكر .

نظام تحديد الجنس Types of sex determination

يمكن تلخيص نظم تحديد الجنس الرئيسية كما يلى :

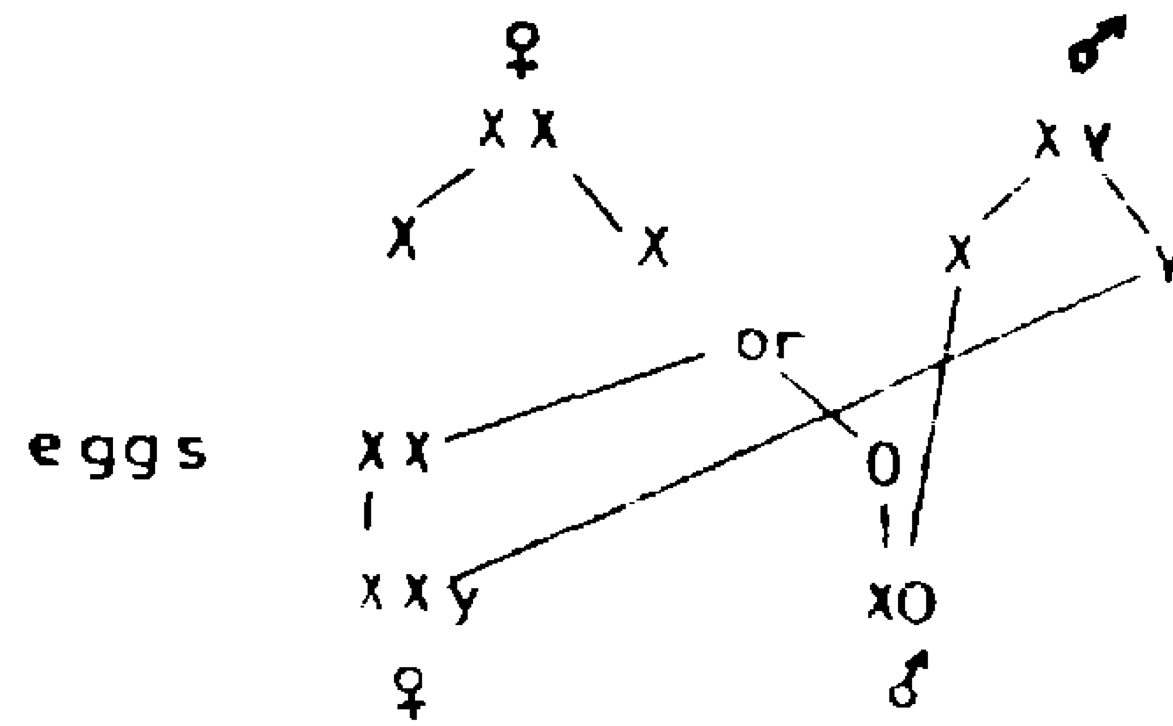
١ - تحديدالجنس بواسطة التـــوازن الجنينى بين × كروموسوم والكروموسومات الجسمية (تحديد الجنس فى ذبابة الفاكهة أو نظرية بريدج لتوازن الجنس) .

انثى ذبابة الفاكهة بها الكرموسومات الجنسية xx والذكر xy ومن المحتمل أن يشك الانسان فى أن كروموسوم Y يحتوى على العوامل محدد الذكورة أو أن أى حيوان يحمل كروموسوم y لابد ان يكون ذكرا .

وقد وجد بريدجز (١٩١٣ - ١٩١٦) أن الكرموسومات الجنسية فى ذبابة الفاكهة لا تنعزل دائما بانتظام وان البويضات قد تحتوى على xx بدلا من x واحدة وعند تلقيح بويضة من هذا النوع بواسطة حيوان منوى يحمل y فانه ينتج انثى استثنائية ذات تركيب xxy .

ومن الممكن الحصول على الأفراد ذات التركيب (xo) إذا لقحت البويضة التى ينقصها كروموسوم x حيوان منوى يحمل x كروموسوم . ومثل هذا الذكر يكون عقيما بالرغم من أن به الصفات الشكلية العادية . ولهذا فإنه من الطبيعى أن نستنتج أن كرموسوم y فى الدروسوفيلا وإن كان ليس له دخل فى تحديد الجنس إلا أن وجوده ضرورى لإنتاج ذكور مخصبة . ومن المعلوم الآن أنه عند تناول نظام xx - xy يلاحظ أن الأنوثة تظهر على الكائن عند وجود جرعة مزدوجة من الكروموسوم x وأن الذكورة تترجع إلى وجود جرعة مفردة من كروموسوم x ، وهذه المعلومة بها شئ من الحقيقة ولكن مشكلة تحديد الجنس تصير معقدة عند تواجد افراد ذات جنس وسط intersexes علاوة على وجود افراد ذوات جنس متفوق super sexes .

إذا مثل الحرف x الكروموسوم الجنسى والحرف A مجموعة أحادية من الكروموسومات الجسيمية فإن انثى ذبابة الفاكهة تكون XXAA والذكر XYAA وحيث ان الكروموسوم Y هو كروموسوم خامل فمن الممكن اعتبار الذكر XAA واذا افترضنا ان عوامل الانوثة (F) femaleness موجودة فى الكروموسومات الجنسية X ، فان عوامل الذكورة maleness (M) لابد أن تكون فى الكروموسومات الجسمية . وهذا يعنى أن الجنس يعتمد على العديد من الجنيات التى يجب أن تكون منتشرة وموزعة بين الكروموسومات الجنسية والكروموسومات الجسمية وان تحديد الجنس مشروط بالنسبة بين عدد الكروموسومات الجنسية x الكروموسومات الجسمية A . وقد استطاع بريدجز ان يظهران الأنثى ثلاثية المجموع الكروموسومى (XXXAAA) عندما تتزاوج مع ذكر عادى (XAA) فإنها تعطى أربعة أنواع من البويضات التى عند تلقيحها بنوعين من الحيوانات المنوية تنتج التالى :



نوع الافراد	العلاقة الكروموسومية	الزيجوت	المنيات	البويضات
ثلاثية المجموعة	1.00	3X3A	XA	2X2A
ثنائية المجموعة	1.00	2X2A	XA	1X1A
انثى فائقة الانوثة	1.50	3X2A	XA	2X1A
بين جنسية	0.67	3X3A	XA	1X2A
بين جنسية	0.67	2X3A	A	2X2A
ذكر	0.50	1X2A	A	1X1A
انثى زوجتة	1.00	2X2A	A	2X1A
ذكر فائق الذكورة	0.33	2X3A	A	1X2A

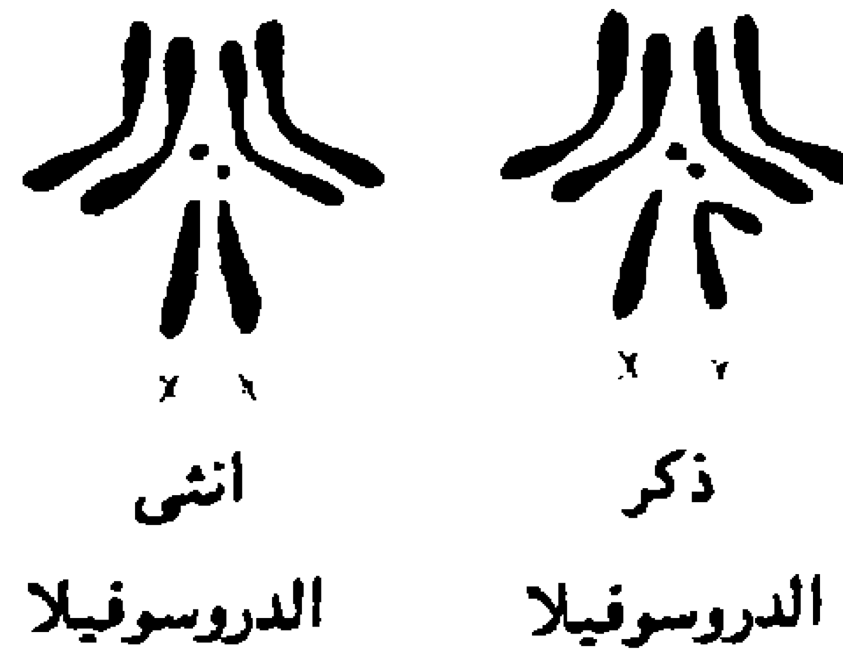
ويتضح من هذا الجدول أن الجنس لا يتحدد بالعدد المطلق للكروموسومات ولكن بالعلاقة بين عدد الكروموسومات الجنسية × والكروموسومات الجسمية A .

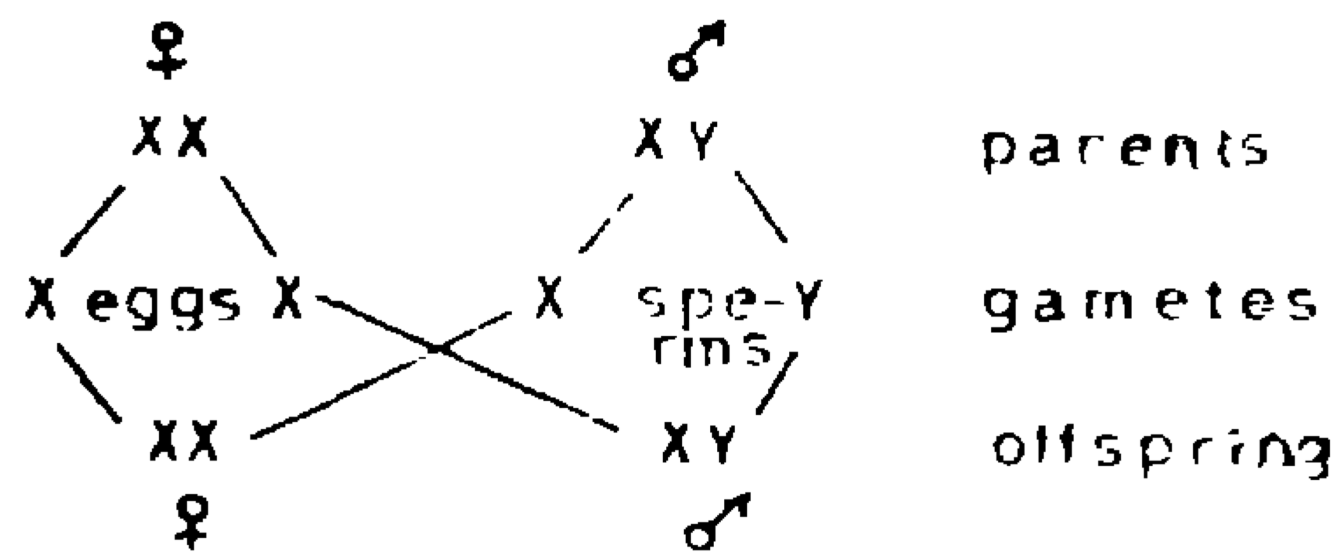
فإذا كانت هذه العلاقة = ١ (واحد) فإن الحيوان يجب أن يكون انثى وإذا كانت = ٥ر فإن الحيوان يكون ذكرا . ولكن إذا كانت النسبة تقع بين ١ ، ٥ر أى ٦٧ر. أو ٧٥ر. فإن الحيوان يكون وسطا بين الجنسيـــن (الحيوان يظهر خليط من الصفات الانثوية والصفات الذكرية) وإذا كانت النسبة أعلى من ١ فإن انثى غير عاديت تتكون (انثى متفوقة) وإذا كانت النسبة أقل من ٥ر. فإنها نتتج ذكرا متفوقا (غير عادى) وعلى الرغم من أن هذه الحيوانات تكون متفوقة كنسيا إلا أنها عقيمة ويدل هذا على أن هناك درجة معينة من الجنسية التى تسمح بالتكاثر .

الكروموسوم × عديد الجينات فى ذبابة الفاكهة

Polygenic x chromosome in drosophila

اصبح من الحقائق المعروفة أن كروموسوم× يحتوى على العديد من الجينات المحددة للأنوثة موزعة على طول الكروموسوم وذلك باستعمال فتات من الكروموسوم × حصل عليها بالمعاملة باشعة × . وقد وجد أنه باستطالة الفتاتة التى يمكن ادخالها فى الجنس الثينئ intersex (2x3A) يزداد التأثير الانثوى فى هذا الجنس أما بالنسبة للكروموسومات الجسمية فقد تبين أن الكروموسومات الجسيمة الطويلة تحتوى على محددات (ميعنات) الذكورة فى بعض المناطق بينما يبدو أن الإزواج القصيرة من الكروموسومات الجسيمة لا تحتوى على الجينات المحددة للذكورة .





ويعتقد هوايت white (١٩٤٥) أن الجنس يتحدد فى ذبابة الفاكهة عن طريق التوازن بين نظامى الجينات العديدة فى × كروموسوم والكروموسومات الجسمية الكبيرة .

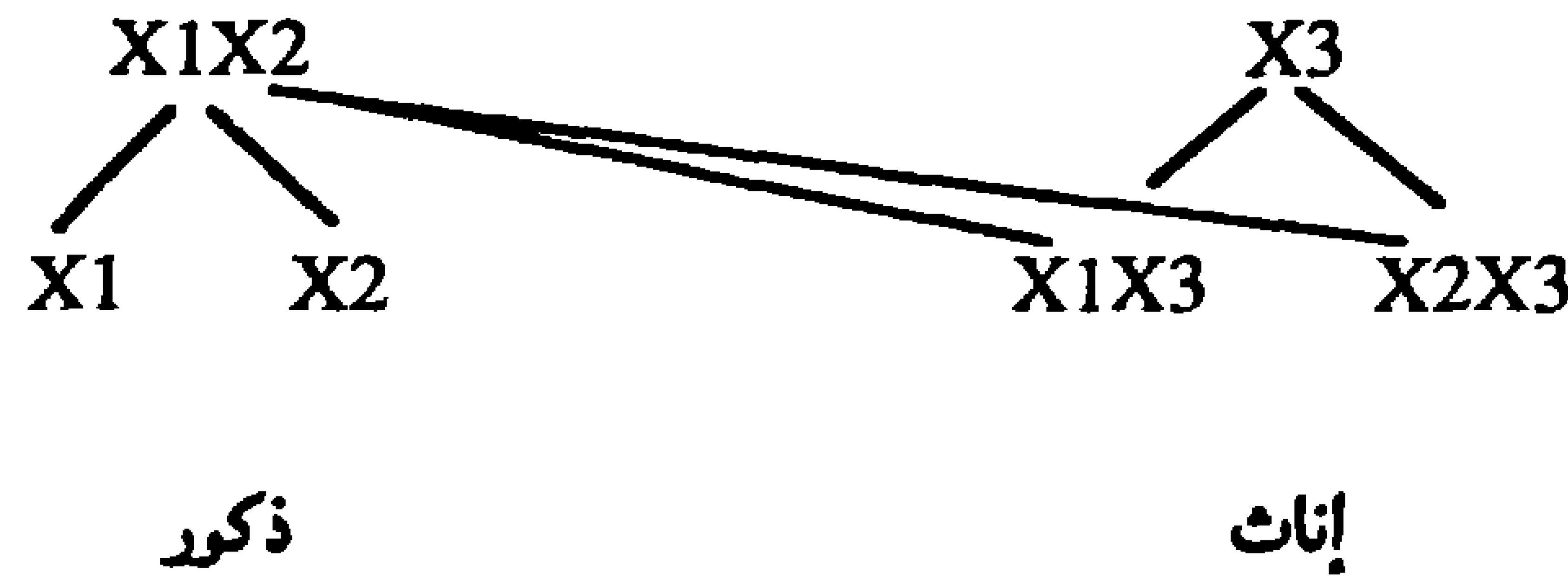
٢ - تحديد الجنس بواسطة العمل المتبادل بين x ,y أو تحديد الجنس بواسطة كروموسوم y (طراز ميلاندريوم) .

فى نبات الميلاندريوم يكون تركيب الكروموسومات الجنسية للأنثى xx وللذك xy . وفى هذا النبات يتم تحديد الجنس بواسطة الكرموسومات الجنسية والحالة هنا تختلف عن ذبابة الفاكهة حيث يحتوى الكروموسوم y على محددات الذكر التى لها تأثير كبير حتى أن النبات الرباعى ذو التركيب xxxy يكون ذكرا ويعنى هذا أن محددات الذكر على الكروموسوم y تستطيع ان تبطل مفعول جرعة ثلاثية من محددات الانثى . النباتات التى بها x وبها ايضا اربعة مجاميع من الكروموسومات الجنسية .(بدلا من المجموعتين العاديتين) يكون اناثا بالرغم من ان بها x واحدة تقابل مجموعتين من الكروموسومات الجسمية وتنطبق هذه النسبة على الذكر . وعلى هذا فإن الجنس لا يتحدد بواسطة النسبة بين x والكروموسومات الجسمية كما هو الحال فى ذبابة الفاكهة ولكن الجنس يحدد بالتفاعل بين y,x . وفى انثى الاكسولوتل البرمائى يوجد xy ويتحدد الجنس هنا نتيجة لوجود او عدم وجود الكروموسوم y .

٣ - تحديد الجنس بواسطة تفاعل سلسلة من الأليلات المتعددة المختلفة والتى تتواجد فى مواقع متقابلة (تحديد الجنس فى الأفراد الأحادية العدد أو فى الأفراد الناتجة من التوالد البكرى) .

ففى غشائية الأجنحة hymenoptera مثل نحل العسل والنمل نجد أن الأناث تكون ثنائية العدد وناتجة من بيضة ملقحة ، أما الذكور فهى أحادية المجموعة ونتجت من بيضة غير ملقحة عن طريق التوالد البكرى .

وقد وجد فى حشرة الهابروبراكون (دبور) ان البيض ينمو أما بالتلقيح أو بدون تلقيح وينمو البيض غير الملقح ويعطى ذكورا أما الملقحة فتعطى اناثا بصورة عامة ولكنها احيانا تعطى ذكورا ولهذا فان الذكور إما ان تكون احادية المجموعة أو ثنائية المجموعة وَ ذات ابوين) . ولهذا وتبعا لهوايت white – فإن الجنس يتحدد بفعل تأثير سلسلة من الاليلات المتعددة المتماثلة والاليلات المتباينة (غير المتماثلة) التى تتواجد فى مواقع متناظرة فى الكروموسومات . ولذلك فان أى فرد متباين (x1,x2 :x2,x3 :x2,x4) وهكذا يكون انثى .ولكن الفرد التماثل (١×١ ، ١× – ٢× . ٢× – ٣،×٣ × ... الخ فإنه يكون ذكرا ثنائى المجموعة أما الافراد متباينة المجموعة مثل (x1 : x2 : x2, etc) فتكون ذكورا ذات مجموعات أحـادية واذا تزاوجت انثـى ١× ٢× بذكر x2 فـان جميـع اليض الملقـح يكـون متباينـا (غير متماثل)kx1 x2 x2 x2 (شقيقات) ويحدث كالتالى :



ومن جهـــــة أخرى إذا تزاوجـــت انثى x1 x2 مع ذكر x1 فانه ستنتج اناثا x1 x2 (متباينة) وذكور x1 x1 (متماثلة) بجانب وجود ذكور x2,x1 .

أما فى حالة تزاوج أنثي بذكر فى وصلة فإن النتيجة سوف تكون



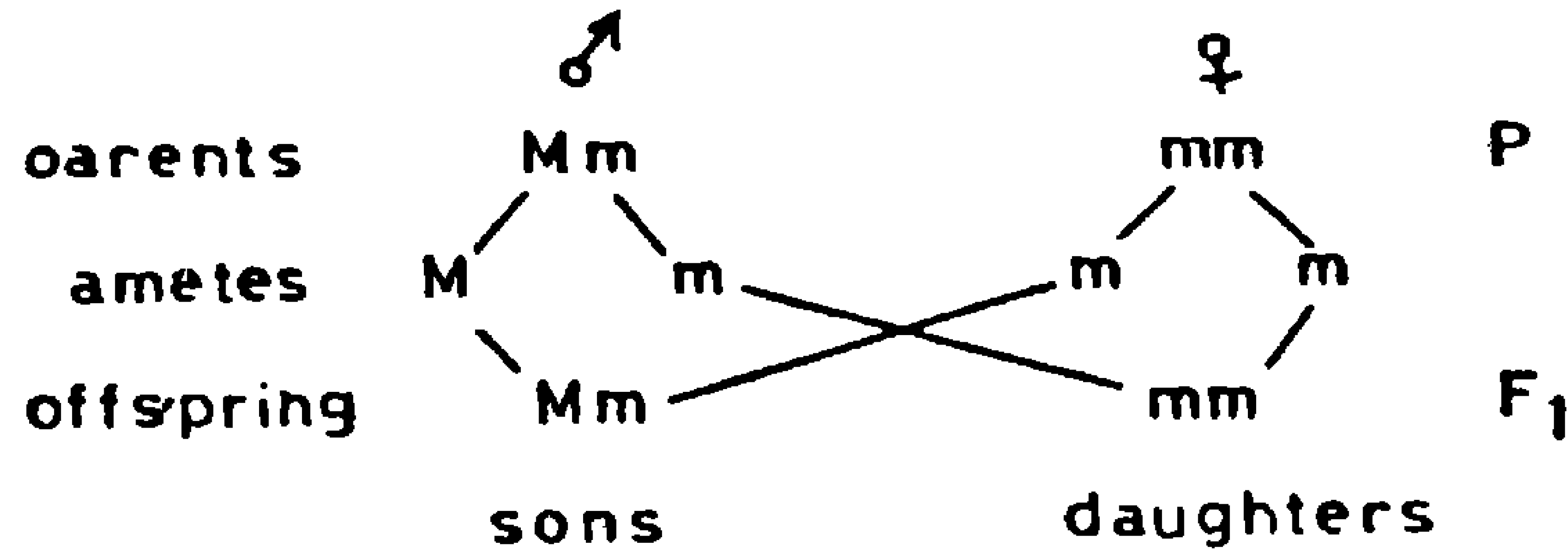
ابناء

٤ - تحديد الجنس عن طريق الفعل المختلف لزوج واحدمن الجينات :

Sex determination by the different action of a single pair of genes.

لقد وجد أن كل زوج من الجينات الأليلية يكون مسئولا عن تحديدالجنس فى بعض الأحيان .

وجد فى بعض الحالات ، مثل حشرة كيوليكس موليستيس Culex molestus ان الجنس يتم تحديده بواسطقة زوج من الجينات المتقابلة allelomonphic حيث تبين من بعض تجارب الإرتباط أن الجـــنس يتم تحديده عن طريق زوج من الجينات : الذكورة سائدة على الانوثة . وقد تم تفسير وراثة الجنس على أساس أن الذكر متباين (مختلف العوامل) له العاملان Mm مثلا والأنثى متماثلة العوامل mm ، وستكون نتيجة التزاوج على الوجه التالى



كذلك وجد أن الجنس يتحد بزوج واحد من الجينات فى سمك لبستس Lebistes ، وليس من المستبعد وجود حالات مماثلة فى البرمائيات وأسماك العظمية حيث يوجد سيطرة جينية على تحديد الجنس ولكن لا توجد كروموسومات جنسية .

٥ - تحديد الجنس تحت تاثير البيئة

Sex determination by the action of the environment

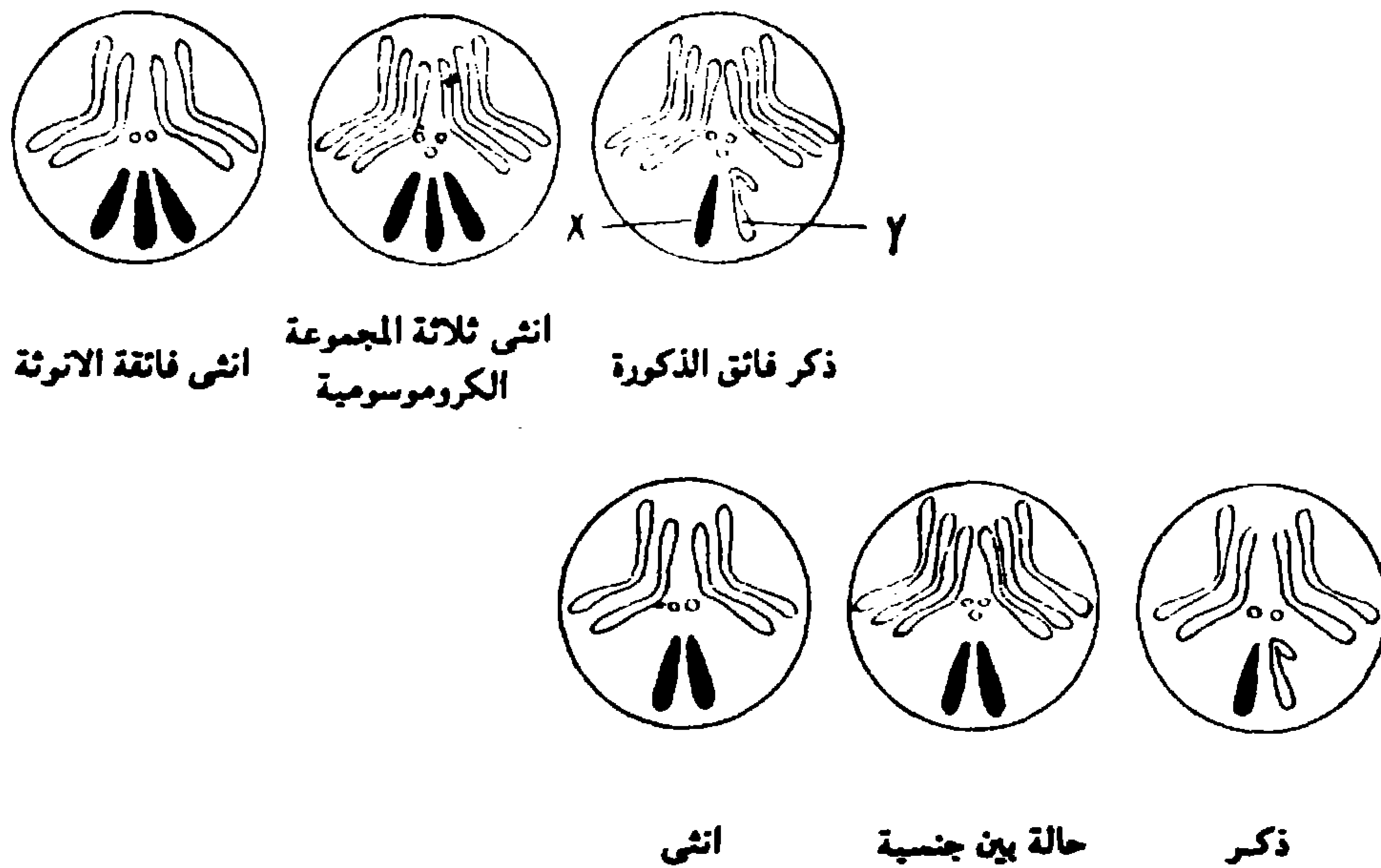
وجد فى بعض الحالات ان الكروموسومات ليست العامل الوحيد فى تحديد الجنس ولكن البيئة قد تقوم أيضا بهذا الدور ، مثال ذلك إحدى الحلقيات المسماه بونيلافيريلس Bonilla virilis ، فيها طول الذكر بضع ميلليمترات وهو تقريبا ١/ ٥٠٠ من طول الأنثى ، ويعيش الذكر فى البداية ملتصقا بخرطوم الانثى ، وبعد ذلك داخل قناة البيض والأمعاء . اما اليرقات المبكرة جدا فإنها تعيش حرة فى الماء وهى ليست ذكورا أو اناثا . فإذا وجدت تلك اليرقات طريقها إلى قناة البيضة أو أمعاء الانثى فإنها تنمو إلى ذكور ، ولكنها إذا استمرت حرة فى معيشتها فانها تنمو إلى أناث . وقد وجد أن قناة البيض فى تلك الأنواع تقوم بإفراز مادة معينة لها القدرة على تحويل الاناث إلى ذكور .

وقد اظهرت التجارب التى اجراها تونسكى Nowiniski ١٩٣٤ أن المستخلصات التى يتم الحصول عليها من قناة البيض ممكن تعمل على تغيير جنس تلك اليرقات . وقد وجد مؤخرا أن وضع اليرقات فى وسط حمضى يعمل على نموها إلى ذكور . ومن ذلك يمكن القول أن تحديد الجنس فى هذه الحالة يعتمد على تفاعل كيميائى يؤثر على اليرقات من الخارج ولكنه لا ينتج من اليرقات نفسها . على أن هذه الحالات تعتبر حالات استثنائية ، لأن القاعدة العامة أن تحديد الجنس يتم عن طريق الكروموسومات .

HERMAPHRODITISM AND SEX REVERSAL الخنوثة وانقلاب الجنس

الفرد الخنثى هو الفرد الذى توجد به الخصية والمبيض معا ، وقد يكون الفرد متزامنا simultaneous (ظهور الخصية والمبيض معا منذالبداية وذلك مثل دودةالارض وبعض القواقع أو بروتوجيرى protogyrous (يكون انثى فى البداية ثم يظهر العضو الذكرى فيما بعد) أو بروتاندرى protandrous (حيث تظهر الخصية فى البداية ثم المبيض) فيما بعد .

أما لفظ الجينندرة gynendromorphism فإنه يشير إلى الخصائص الجنسية الثانوية : ففى الفراش مثلا يكون أحد الجانبيه ذكريا والثانى انثويا ، وليس من المحتم أن يكون الفرد خنثى بصورة حقيقية ، وهذه الكلمة مشتقة من: (form = morphe , man =aner ,woman = gyne أى تركيب) ويشتمل هذا الفرد على مجموعة من الخصائص الذكرية والأنثوية مع وجود كرموسومات كلا الجنسين فى الأجزاء المختلف من الجسم .



(شكل ١١٨)
أنماط مختلفة من الحالات الكروموسومية فى ذبابة الفاكهة

وبالنسبة للأفراد البشرية ، فان معظم الحالات التى نطلق عليها افراد خنثوية ما هى فى الواقع سوى حالات جيننذرة وهى فى الحقيقة اناث لا تمتلك العامل او العوامل التى تستطيع وقف نمو أو ظهور الخصائص الجنسية الثانوية مثل اللحية .

وانقلاب أو انعكاس الجنس (من انثى الى ذكر) امر مألوف فى الطور . وقد وجد فى مثل تلك الحالات أن الأنثى بعد أن تضع العديد من البيض يتوقف البيض عن انتاج البيض ، ويبدأ طيور مجموعات من الخلايا الجنسية تؤدى الى تكوين خصيته ، ويظهر عرف واضح ويبدو الطائر مثل بقية الديكة العادية ويصبح الديكة فعلا ، بل يبدأ فى مقاتلة الديوك بالفعل . وتغير هذه الحالة الخنثوية من النوع البروتوجينى .

العقم الهجين والانقسام الميوزى HYBRID STERILITY AND MEIOSIS

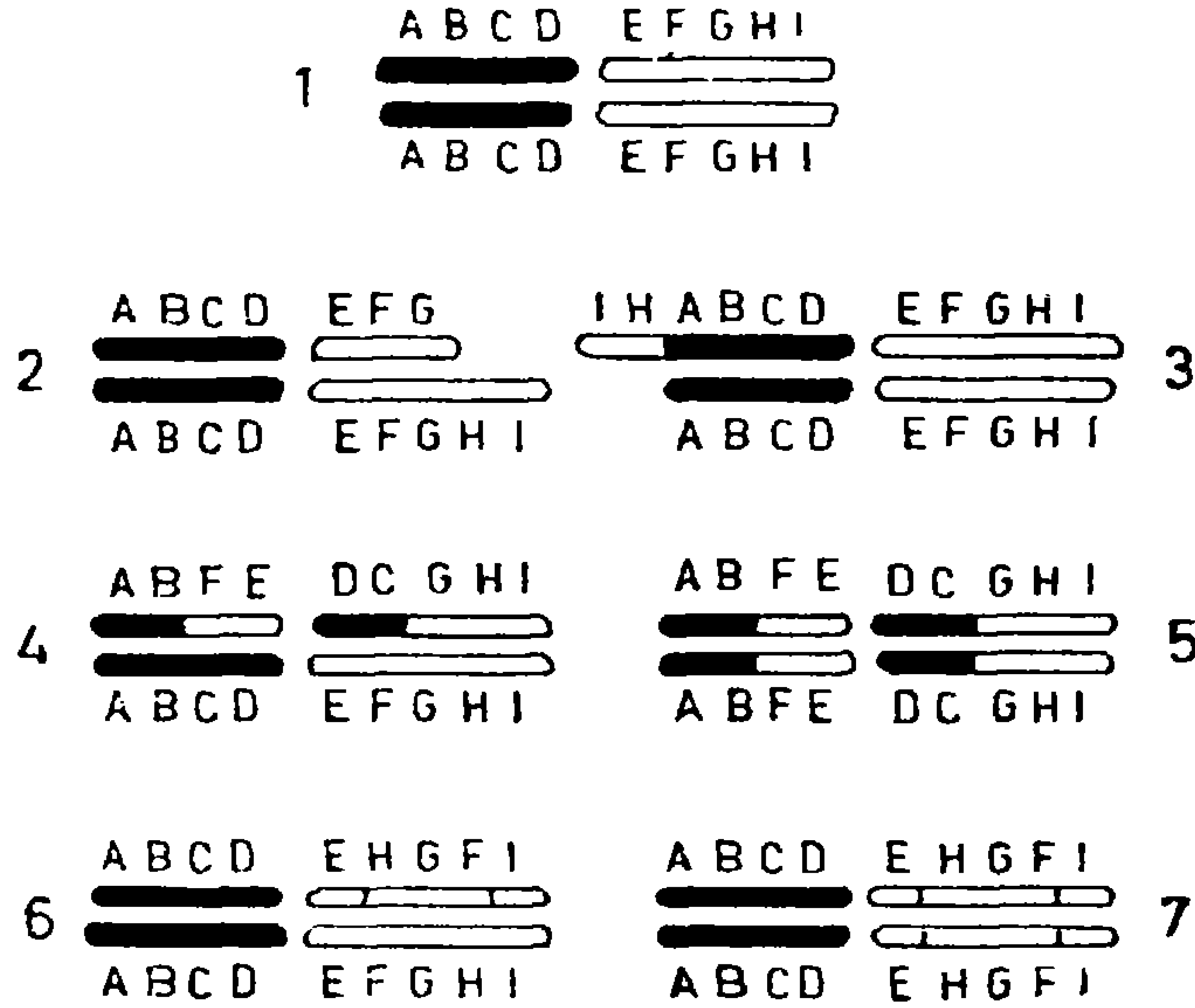
فى علم الحيوان ، يعتبر النموذج الأمثل بالنسبة لحالات العقم الاساسية : البغال mules ، والبغل هجية ناتج من تزاوج فصيلتين حيوانيتين مختلفتين ، هما انثى الحصان والحمار . وهنا يكون البغل الذكر عقيما تماما ، ولكن البغل الانثى قد تظهر بها بعض علامات الخصوبة . فبويضة الفرس (mare) ، أى انثى الحصان بها العدد الفردى من الكروموسومات وهو ١٩ أما الحمار ، فان الحيوان المنوى يحمل ٣٢ كروموسوما ، ونتيجة لأندماجهما يتكون الجنين وبه ٥١ كروموسوم . وعندما ينمو البغل ويبدأ تكوين الخلايا التناسلية ، يحدث الانقسام الاختزالى ، واثناء الطور التزاوجى (تزاوج الكروموسومات المتماثلة) ، فان هذه الخطوة لا تتم بطبيعة الحال ، وذلك لأنه لا توجد حقيقة ازواج متماثلة من الكروموسومات ، ومعنى ذلك عدم استكمال عملية الانقسام الميوزى ولا تتكون حيوانات منوية أو بويضات سوية . على أن الملاحظ أن مثل هذه الحالات (البغال) تتميز بالقوة غير العادية والفتوة وأقل عرضة للامراض .

الكروموسومات والتطور CHROMOSOMES AND EVOLUTION

من المعروف أن المادة الوراثية توجد فى الكروموسومات التى تكون منظمة ومرتبة بطريق معينة ثابتة . غير أن هذا النمط قد تحدث فيه تغيرات معينة بطريق فجائية ، ويعرف هذا التغير بالطفرة mutation لأسباب غير معروفة ، وقد يحدث صناعيا بإستخدام مواد

كيماوية معينة أو عن طريق التضنيع .

ويمكن تلخيص التغيرات الكرموسومية على الوجه الاتى :



(شكل ١١٩)
شكل يوضح بعض أنواع التغيرات الكروموسومية

١ - طفرات جينية ، تحدث فى المادة الوراثية أى الجينات وهى من اهم انواع الطفرات بالنسبة للتطور .

٢- تغيرات فى الاعداد الكروموسومية نتيجة للاسباب التالية :

أ - زيادة أو نقص فى اعداد الكروموسومات مؤدية إلى ظهور حالات التعدد والتضاعف الكروموسومى polyploidy أو فردية المجموعات الكروموسومية haploïdy .

فمن المعروف أن الخلية الجسدية تحتوى نواتها على مجموعة زوجية من الكروموسومات منتظمة فى أزواج متماثلة . على أنه توجد أنوثة محتوية على مجموعات متعددة من الكروموسومات فى حالات طبيعية ، وهو حالة التعدد الكرموسومى : فإذا وجدث ثلاث مجموعات فردية تسمى ثلاثية المجمـوعة الكروموسوميه triploidy ، أو رباعية tetroploidy ، أو خماسية pentaploidy ,وهكذا .

ب - زيادة كروموسوم واحد فى المجموعة وتسمى التعدد الكروموسومى polysomy (٤٧ كرموسوم فى الانسان) .

٣ - تغيرات تركيبية structural alterations نتيجة للعوامل الاتية :

أ- إعادة ترتيب الكروموسومات داخليا ، وهى الحالات المعروفة باسم الانقلاب inversion .

ب - إعادة ترتيب الكروموسومات فيما بينها ، وهى الانتقال translocation .

حـ - فقدان أو اكتساب قطع أو عقلات كرموسومية أى النقص deficiencies or deletions والمتضاعف duplication.

وعلى وجه العموم ، فإن لفظ **طفرة mutation** يعنى بصورة عامة أى تغير ثابت فى تركيب الخلايا الجرثومية ولا علاقة له بعملية توزيع العوامل الوراثية كما يحدث فى الحالات المندلية مثلا . وعلى هذا الاساس ، يمكن تقسيم الطفرات الى الأنواع الاتية :

١ - تغيرات جينية gene mutations

٢ - تغيرات كروموسومية عددية changes in chromosome numbers مؤدية إلى التضاعف الكروموسومى أو المجموعات الأحادية أو المجموعات غير متجانسة المجموعات الكرموتو،سومية . hetoeroploidy

٣ - تغيرات فى ترتيب المادة الكروماتينية

changes in the arrangement of chromatin

(اى القطع الكرموسومية) نتيجة الإنقلاب أو الإنتقال أو التضاعف .

على أن استخدام لفظ طفرة إما يشير فى مضمونه بصورة اساسية إلى تغيو جينى .

وقد تتسبب الطفرات فى حدوث تغيرات تتراوح فى مداها - تغيرات صغيرة جدا إلى تغيرات بعيدة المدى . ففى ذبابة الفاكهة - على سبيل المثال - قد تعمل إحدى الطفرات على حدوث تغير ضئيل فى لون الجسم (وهو عادة اللون الأحمر) ليصبح باهتا بصورة بسيطة ،

اوتفقد كل حبيباتها الصبغية وتصبح بيضاء اللون . ومعنى ذلك أن الطفرات الجينية قد تعمل على ظهور أنواع جديدة من الجينات . وعلى ذلك ، فإن عملية التطور قابلة للحدوث وذلك لأن الجين يمكن أن يتغير ويتكاثر فى صوتره الجديدة . وقد يحدث أن يتغير الجين الطفرى الجديد ليعود الى حالتـــه العاديـــة الاصلية ، ويطلق عليه فى هذه الحالة الطفرة المنعكسة reverse mutation .

وبالنسبة لحالة التضاعف الكروموسومى polyploidy ، المعروف أنها تنشأ نتيجة لعدم مقدرة أو فشل الخلايا فى الوصول إلى مرحلة الإنقسام الكامل وتكوين خلايا بنوية مستقلة بعد أن تكون الكروموسومات قد انقسمت وتضاعفت وذلك بالتحديد أثناء تكوين الخلايا الجنسية .على أه فى بعض الحالات قد ينمو الفرد وخلاياه محتوية على مجموعات أحادية haploid sets من الكروموسومات وذلك مثل ذكور النحل .

ويمكن استحداث حالات التضاعف الكروموسومى صناعيا وذلك عن طريق استخدام درجات الحرارة غير العادية أو باستخدام بعض العقاقير مثل الكولشيسين colchincine وقد يؤدى ذلك أحيانا إلى ظهور تغيرات مورفولوجية أو فسيولوجية ، كماحدث فى بعض النباتات ذات القيمة التجاريه مثل ازدياد معدل فيتامين أ فى نبات الذرة ، وفيتامين ج فى الطماطم أو تكوين زهور اكبر حجما وبذور اكثرعددا اأو ارتفاع معدل الخصوبة وغيرها .

كذلك من المعلوم ان التغيرات الّتى تحدث فى خصائص فرد من الأفراد وتؤدى إإى ظهور نوع جديد إما نشأت اساسا فى الكروموسومات . فظهور خاصية جديدة إما ترجع اصلا إلى حدوث تغير فى اعداد الكروموسومات أو تركيبها ولكنها غالبا ما تكون نتيجة للطفرات الجينية gene mutations وفى النباتات ، ظهرت انواع جديدة نتيجة لحدوث التضاعف الكروموسومى ، أما بالنسبة للحيوان فإن العوامل الهامة فى ذلك المجال هى إعادة ترتيب التراكيب الكروموسومية ، وفى هذه الحالة تكون الطفرات الجينية أكثر هذه العوامل أهمية .

والمعروف أيضا أن الطفرات تؤثر فى جين واحد فقط فى الوقت الواحد ، وحيث أن الأنواع تختلف عن بعضها بالنسبة للعديد من الجينات ، فإن ذلك يعنى أن الأنواع الجديدة التى تنشأ امنا تكون نتيجـــة لحدوث العديـــد مـــن الطفرات ، وكل طفرة تؤثر فى خاصية أو اكثر .

وحيث أن تأثر الجين يتحدد ليس فقط حسب طبيعة الجين نفسه ، ولكن أيضا حسب انواع الجينات الموجودة فى الأماكن القريبه فى الكرموسومات ، فإن ذلك يعنى أن إعادة ترتيب التراكيب الكروموسومية قد يعمل على تغير وظائف العديد من الجينات .

وعلى ذلك ، فإنه إذا اريد الأبقاء على نوع معين ، فلابد من عزله جغرافيا أو منعه من التزاوج ،والتكاثر مع ألافراد الأصلية التى نشأ منها أو القريبة لها والا نشأت أنواع وسطية تتسبب فى عدم المحافظة على التميز والتخصص النوعى .

الفصل العشرون

المحركات الخلوية CELLULAR MOVEMENTS

المعروف أن الطاقة لتى تتولد داخل الخلايا يتم إختزانها على هيئة أدينوزين من ثلاثى الفوسفات ATP وغيره من الفوسفات الغنية بالطاقة . وتستخدم هذه الطاقة فى عمليات التحول الكيميائى (وذلك مثل تخليق او تكوين البروتينات) وكذلك فى بعض النشاطات الميكانيكية . ويمكن تضمين العديد من الأنواع فى هذه المجال ، وإن كان أهم نوع منها هو الذى يلاحظ فى حركة الخلية cell motion .

ففى بعض حالات معينة تحدث حركات خلوية داخل البرتوبلازم ، دون حدوث تغير فى أشكال الخلايا ، وتعرف هذه الحركة بالحركة التموجية streamingأو الدوران الخلوى cyclosis . وفى حالات اخرى تحدث الحركة عن طريق تكوين الاقدام الكاذبة التى تساعد على تغير وضع الخلية ، وتعرف هذه بالحركة الاميبية amoeboid movement . وفى حالات اخرى تحدث الحركة عن طريق الاهداب cilia أو الاسواط flagella ، حيث يطلق عليها الحركة الهدبية ciliary motion أو الحركة السوطية flagellar motion . هذا بالاضافة إلى أن الحركة قد تحدث أيضا فى خيوط سيتوبلازمية معينة ، حيث تعرف بالحركة العضلية muscular motion .

والحركات الأميبية والهدبية والسوطية مألوفة فى الكائنات الأولية . وقد تتحرك الخلايا الجنينية أثناء فترة تميز الأجنة وأنسجتها . كذلك فإنه فى الاستزراع الخلوى فان خلايا التئام الجروح والخلايا السرطانية لها القدرة على الحركة الحرة . غير أنه فى حالة الحيوانات البالغة أو اليافعة ، فإن الخلايا الوحيدة القادرة على الحركة المرئية هى الخلايا الجنسية والطلائية الهدبية والخلايا الأميبية المتجولة والخلايا العضلية

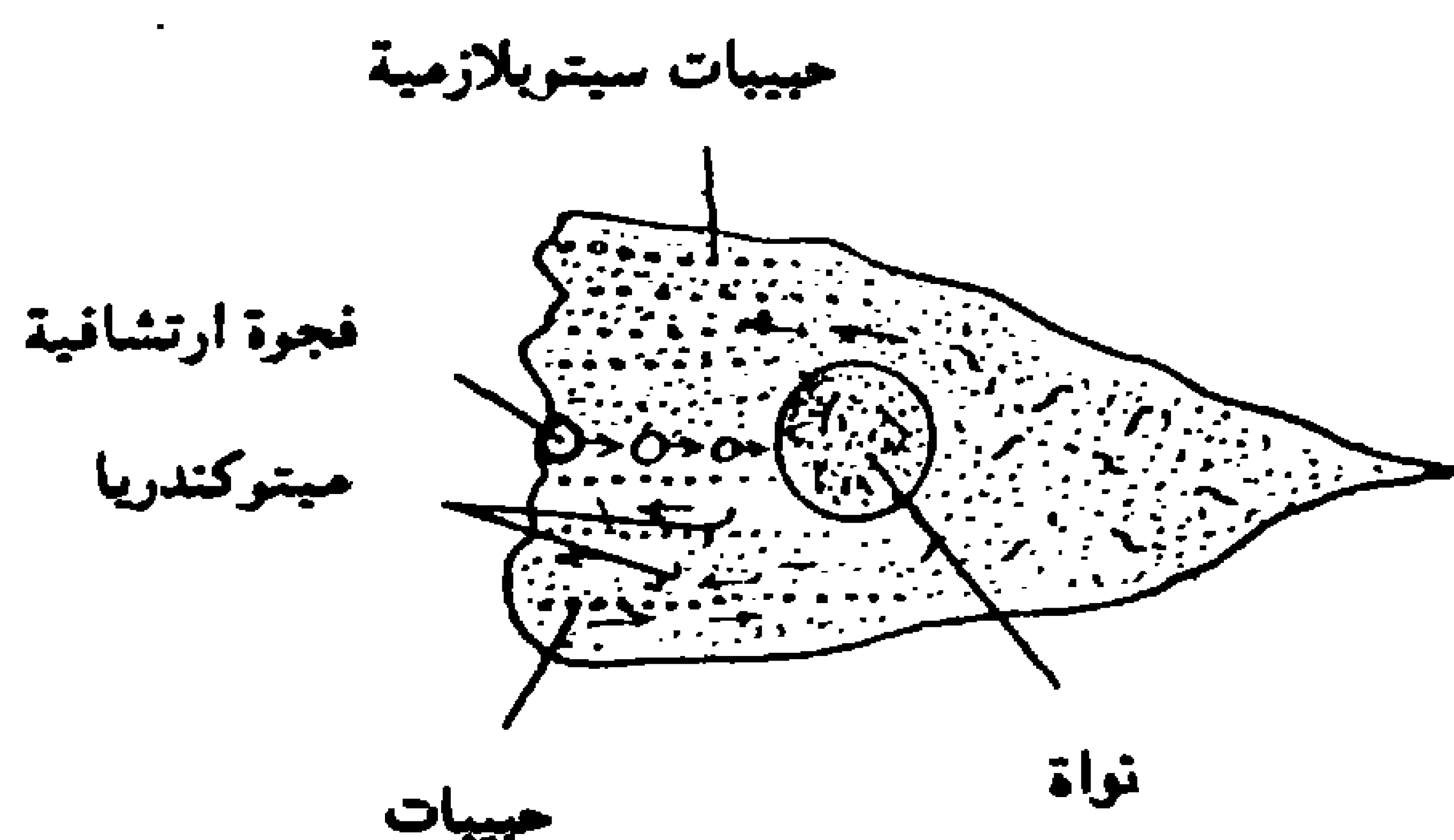
١ - الحركة السيتوبلازمية التموجية أو الدوران الخلوى :

Cytoplasmic streaming or cyclosis

عادة ، يمكن مشاهدة هذا النوع من الحركة فى الخلايا النباتية ، وكذلك فى بعض الأوليات - مثل البراميسيوم - ولكن بصورة أقل وضوحا . وبالمثل يمكن ملاحظة هذه الحركة التموجية فى بعض خلايا الحيوانات المتقدمة (شكل ١٢٠)

كذلك ، فان الانقسام الميتوزى بما يشتمله من زحزحة الاجسام المركزية والكروموسومات وبعض العضيات الخلوية الأخرى تدخل ضمن نطاق الحركات الخلوية .

وعادة تتم دراسة ظاهرة الدوران الخلوى هذه فى الخلايا النباتية خاصة خلايا طحالب بنيتلا Nitella الإسطوانية التى تتميز برقة الطبقة السيتوبلازمية فيها محيطة بالتجويف الخلوى الداخلى ، حيث لوحظ أن هذه الحركة تكون واضحة فى الجزء الأكثر سيولة فى الحيز الداخلى من المادة البروتوبلازمية .



(شكل ١٢٠)
الحركة الخلوية فى خلية ليفية ثديية

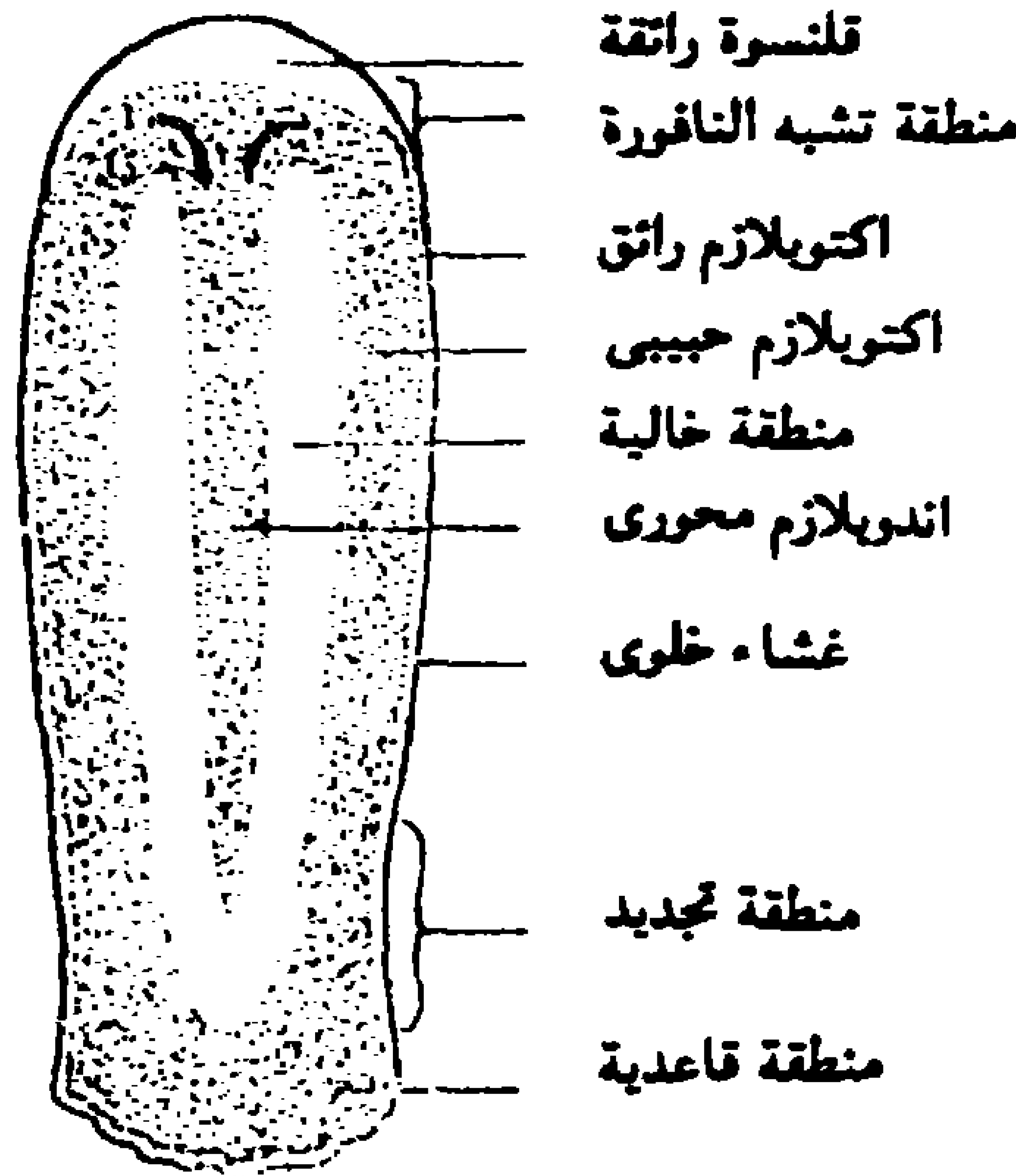
ويمكن حفز هذه الحركةالخلوية فى الخلايا النباتية باستخدام مواد كيماوية معينة أو الضوء المرئى ،الحرارة وايونات معينة وكذلك عن طريق تغير الأس الهيدروجينى PH .

ومن ناحية أخرى ، يمكن تنشيط هذه الحركة باستخدام محفزات معينة مثل هرمونات النو النباتية ، وبعد ذلك يمكن إيقافها بإحداث إتلاف ميكانيكى أو الصدمات الكهربائية وبعض عقاقير التخدير ، وكقاعدة عامة ، فإن العوامل التى تعمل على تقليل معدل لزوجة الخلايا ، تعمل فى نفس الوقت على أسراع أو تنشيط معدل هذه الحركة الخلوية والعكس بالعكس .

وتعتبر اللزوجة عامل من العوامل الهامة فى عملية الدوران الخوية ، وذلك لأن البرتوبلازم - كمادة غروانية - يمكن أن ينتقل من الحالة السائلة الى الحالة شبه الصلبه عن طريق التغيرات الانعكاسية صلب - سائل (sol-gel) .

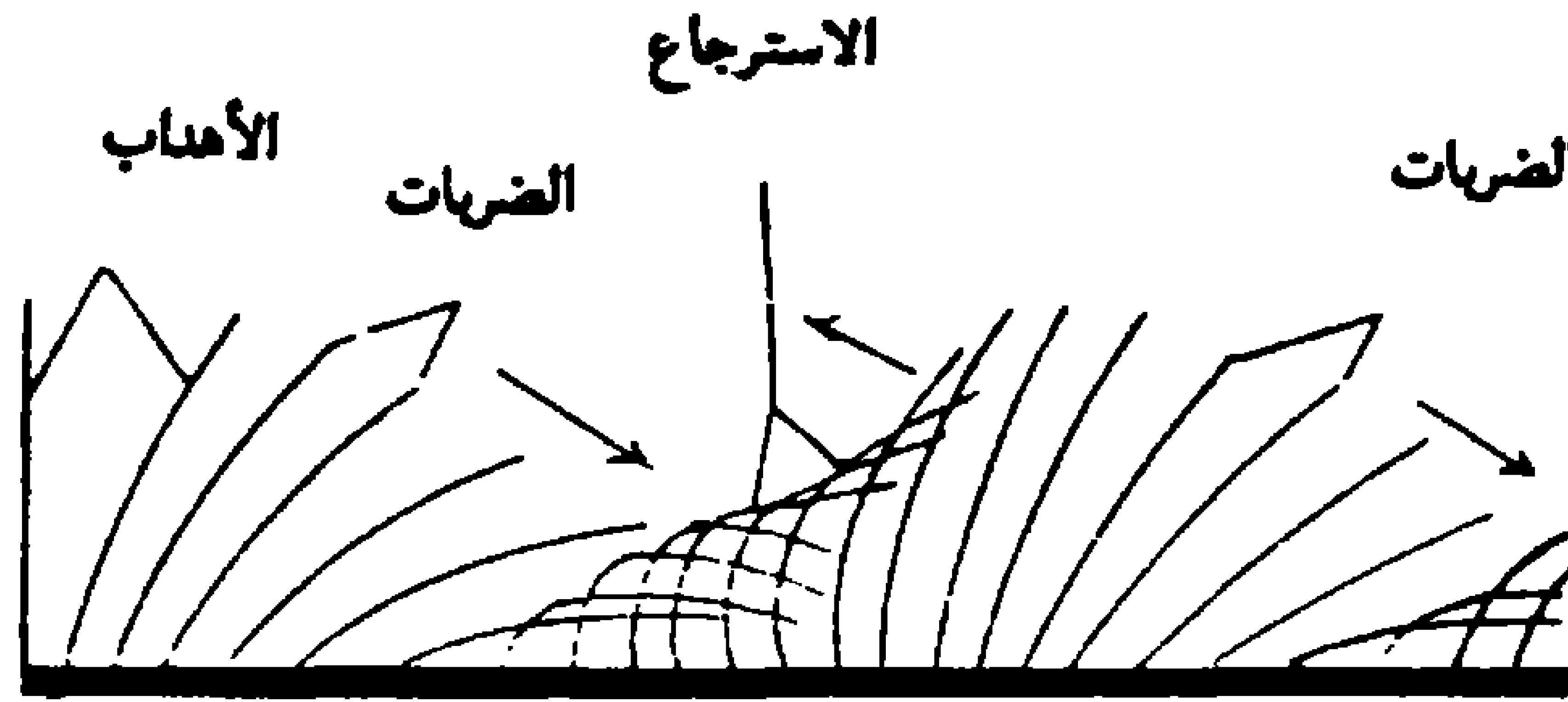
٢ - الحركة الاميبية Amoebiod movement

فى حالة الدوران الخلوى (cyclosis) سابقة الذكر - تتم زحزحة التراكيب البروتوبلازمية دون حدوث تغيرات فى أشكال الخلايا .أما فى حالة الحركة الأمينبية هذه ، فإن الخلايا تتتابها تغيرات بينة ؛ فاشكالها تتغير ، وزوائد أو اقدام كاذبة تمتد منها وفى داخلها تتساب المادة البرتوبلازمية . وقد اطلق على هذه الحركة هذا الاسم (الحركة الاميبية) لأنه يمكن مشاهدتها بسهولة فى الاميبا . كذلك تحدث فى خلايا أخرى مثل خلايا الدم البيضاء التى تملك القدرة على تكوين الأقدام الكاذبة بما يمكنها من الحركة . وفى مزارع الأنسجة ممكن أن تقوم الخلايا بتخليص نفسها من بقية الانسجة الأخرى وتتحرك بنشاط واضح . وهذه الظاهرة تحدث أيضا فى الخلايا الطلائية التى تختفى فيها الوصلات العرضية التى تربط الخلايا ببعضها ، ثم تتحرك بفاعلية مستقلة عن بعضها . وبالاضافة إلى ذلك ، فإن الخلايا الطلائية تقوم بتجريد نفسها عن بقية الانسجة فى حالة التئام الجروح وتتحرك بفاعلية فى عمق الجروح .



(شكل ١٢١)
تركيب الاميبا ونظامها الحركى

وبصورة عامة ، فإن الحركة الاميبية تحدث أكثر فى الخلايا التى تكون مستقرة على ركائز أو أنسجة أخرى صلبة نسبيا . ويلاحظ فى هذه الحالة أن بعض الخلايا يحدث فيها الانسياب السيتوبلازمى زائدة أو قدم كاذب واحد (وحيدة القدم) monopodial ، وغيرها متعدد هذه الاقدام (polypodial) . وتتخذ هذه الاقدام الكاذبة أشكالا مختلفة ، فقد تكون اسوانية أو عصيصية أو جنطية أو متفرعة ، وأحيانا ما تتشابك هذه الخيوط مكونة تركيبا شبكيا كا هو الحال فى الفورامينيفورا Foraminifera .



(شكل ١٢٢)
شكل يبين ميكانيكية ضربات الأهداب

وتعتبر الاميبا النموذج الأمثل لتوضيح مثل تلك الحركات الخلوية ، حيث يتكون من طبقة اكتوبلازم خارجية رائقة وطبقة اندوبلازمية داخليه هى الاكثر حجما . والمعروف أن مادة الاكتوبلازم هى التى تحيط بالاقدام الكاذبة التى تحتوى داخلها مادة الاندوبلازم . على أن معظم الحركات الخلوية المختلف تحدث بوضوح داخل طبقة الاندوبلازم . وقد لوحظ أن هناك عوامل مختلفة تؤثر على سرعة هذه الحركة ؛ حيث يعمل نقص الاكسيجين على إبطاء هذه الحركة ويسبب عدم توفر الكالسيوم على وقف هذه الحركة تماما . وتفسر هذه الحركات الاندوبلازمية حسب طبيعة هذه المادة خاصية ما تحويه من بروتينات . فالمعروف أن هذه المادة تشتمل على شبكة من الجزيئات البروتينية ترتبط ببعضها بروابط عرضية معينة ويعمل أى اتغير فى مدى قوة الترابط هذه أو درجه انثناءات ، وطول الجزيئات يتسبب فى إحداث تغيرات فى عمليات التحول (صلب إلى سائل) فى البروتوبلازم بما ينعكس على معدل نشاطات الحركات الخلوية .

٣ - الحركة الهدبية Ciliary motion

يحدث هذا النمط من الحركة بواسطة جسيمات دقيقة ، وهى عبارة عن خيوط سيتوبلازمية منقبضة تختلف فى اعداها واحجامها فى الحالات المختلفة ، وكذلك فى مسمياتها تبعا لذلك . فإذا كانت قليلة وطويلة ، اطلق عليها عندئذ الأسواط Flagella. أما إذا كانت كثيرة ووفيرة ،عرفت عندئذ باسم الأهداب cilia توجد هذه العضيات فى الأوليات وفى بعض أنواع خلايا الحيوانات المتقدمة . وقد تتحـــد بعـــض هـــذه التراكيب مع بعضها مكونة قضبانا أو ذؤايات محددة cirri أو مكونة أغشية معينة مثل الغشـاء الدورانى undulating membrane .

ونشاهد الأسواط بوضوح فى السوطيات مثل البوجلينا والتريبانوسوما وكذلك فى الخلايا المنوية ، كما تتضح الأهداب فى بعض الخلايا الطلائية .

تركيب الأهداب والأسواط Sturucture of cilia and flagella

يتكون الجهاز الهدبى ciliary apparatus من الأجزاء الآتية :

١- الهدب cilium من زائدة إسطوانية دقيقة تبرز من الحافة الحرة للخلية .

٢ - الحبيبة القاعدية basal granule التى ينشأ منها الهدب .

٣ - القضيبات الهدبية the ciliary rootlets ، وهى ليفات دقيقة تنشأ من الحبيبة القاعدية فى بعض الخلايا تكون فيما بينهما جسما مخروطيا ينتهى قرب نواة الخلية .

التركيب الدقيق للأهداب والاسواط Ultrastructure of the cilia snd flagella

اظهر الميكروسكوب الالكترونى أن الهدب أو السوط يتكون من أحد عشر خيطا دقيقا مزدوجا ويبلغ قطر الهدب حوالى ٢٠٠٠ أنجستروم ، ويتكون الهدب من غشاء خارجى هو امتداد الغشاء الخلية ويحيط بمادة الهدب التى يوجد بها تسعة خيوط دقيقة بجانب اثنين أخرين فى مركز هذه المادة .

ميكانيكية الحركة الهدبية Mechanism of ciliary motion

ترتكز النظرية الحديثة للحركة الهدبية على معرفة التركيب الدقيق للهدب . و ترى نظرية منها ان مادة الهدب مادة يابسة ، وترى نظرية اخرى أن الخيوط الأحد عشر الدقيقة فى مادة الهدب يمكنها ان تنقبض ثم تنتشر هذه التقبضات على طول الهدب حتى نهايته ، ويعمل الخيطان المركزيان على إسراع هذه الحركة . كما ترى نظرية أخرى أن هذه الحركات تنشأ فى الحبيبات القاعدية وتمتد خلال الهدب باكمله . وقد وصف البعض هذه الحركة على الوجه التالى بصورة عامة:

تنقبض الخيوط ١ ، ٢ ، ٩ ، ٣ ، ٨ دافعة الهدب للحركة للأمام ، وعند العودة للحالة الاصلية ترتخى هذه الخيوط بينما تنقبض الخيوط ٤ ، ٧، ٥ ، ٦ محدثة الحركة العكسية . والمعروف ان الأدينوزين ثلاثى الفوسفات (ATP) يلعب دورا هاما فى هذه الحركة .

٤ - الحركة العضلية Muscular movement

يعتبر هذاالنوع من الحركات الخلوية أكثرها تميزا وتخصصا ، وذلك لأن الخلايا العضلية معدة للقيام بهذه التحركات التى تكون دائما فى اتجاه واحد ، وعلى ذلك فهى فى معظمها تأخذ شكلا مغزليا طوليا . والمعروف أن معظم الحيز السيتوبلازمى فى تلك الخلايا تحتله لييفات لها قدرة متميزة على التقبض (اللييفات العضلية) myofibrils . وقد تم وصف نمط هذه الحركات أو الإنقباضات فيما قبل فى الجزء المتعلق بالليفات العضلية .

الفصل الواحد والعشرون

النفاذيـــة PERMEABILITY

تعنى النفاذية مرور المواد خلال الأغشية الحيوانية ولهذه العملية أهمية قصوى فى حياة الكائن الحى حيث أن هذه العملية تنظم دخول مواد معينة داخل الخلايا وهى ضرورية لتكوين المواد الحية كما انها تنظم خروج المواد الإخراجية والماء التى يجب أن تتخلص منه الخلايا . وتعتمد النفاذية على عاملين رئيسين هما :

١ - خصائص الأغشية الخلوية والنووية فيما يتعلق بمرور الجزيئات .

٢ - القوى الدافعة للجزيئات .

وعلاوة على هذا فإن النفاذية تتأثر كثيرا بالعوامل المحيطة مثل درجة الحرارة والضغط الأزموزى للوسط الخلوى .

الضغط الأزموزى والنفاذية Osmotic pressure and permeability

الضغط الأزموزى ضرورى لحياة الكائن الحى ويلعب دورا أساسيا فى تكوين سوائل جسمية معينة مثل الليمف والسائل بين الخلوى .

ويوضح الضغط الازموزى جيدا فى الخلايا النباتية ، فعندما توضع هذه الخلايا فى محلول له نفس الضغط الأزموزى للمحلول الداخلى فى الخلايا فإن السيتوبلازم يبقى ملاصقا لجدار الخلية . وإذا كان محلول الوسط أكثر تركيزا عن السائل الخلوى فإن الخلايا تفقد ماءا وينسحب السيتوبلازم من الجدار السيلوزى الجامد . وعلى العكس ، اذا كان المحلول فى الوسط المحيط اقل تركيزا فإن الخلايا تنتفخ إلى درجة الإنفجار .

وفى الخلايا الحيوانية يسمح غشاء اخلية بنفاذ الماء وبعض المحاليل الذائبة المعينة . ويتم الابقاء على الضغط الأزموزى بواسطة عملية معينة تعمل على تنظيم تركيز المواد المذابة داخل الخلية . على أن مرور المواد المختلفة خلال الأغشية الحيوانية لا يحدث بنفس السهولة .

كما أن الغشاء الخلوى يحافظ على التوازن بين الضغط الأزموزى داخل الخلية والسائل بين الخلوى . وقد تكون المحاليل متوازية الأساس أو عالية الاساس أو منخفضة الأساس بالنسبة للسائل بين الخلوي .

١ - المحاليل متوازنة الاساس Isotonic solutions : التى يتساوى فيها الضغط الBموزى الخارجى مع الضغط الاسموزى داخل اخلية : فمثلا ٩٥٪ محلول كلوريد الصوديوم محلول متعادل الاسس بالنسبة للحيوانات الثديبية .

٢ - المحاليل منخفضة التركيز Hypotonic solutions التى ينخفض فيها الضغط الازموزى خارج الخلية عنه داخل الخلية ؛ فمثلا ٦٦ر٪ محلول كلوريد الصوديوم يكون منخفض الأساس فى الحيوانات الثديية ولكنه متعادل الأساس بالنسبة لخلايا البرمائيات .

٣ - محاليل عالية الاساس : Hypertonic solutions ويكون بها الضغط الازموزى الخارجى اكثر ارتفاعا عنه فى الخلايا .

تنظيم الضغط الأزموزى Regulation of osmotic pressure

تنظيم الضغط الأزموزى ضرورى للعمليات الحيوية المختلفة ؛ ففى الثدييات العليا يلاحظأن الكلى هى الأعضاء الرئيسية لتنظيم الضغط اللا أزموزى . ففى هذه الأعضاء يتسبب الضغط السائل للدم فى مرور الماء للخارج من الجلوموريلس (الكبة) glomerulus على هيئة بول . فيلاحظ فى كثير من الحيوانات الأولية أن الفجوة المنقبضة تعمل على الحفاظ على توازن الضغط الازموزى . وهذا العضر أو العضى هو المنظم للضغط الأزموزى وهو الذى يستخلص الماء الزائد من البروتوبلازم ويفرعه الى الوسط المحيط به وهذا هو السبب فى وجود مثل هذه الفجوات فى إلأميبا التى تعيش فى المياه العذبة . بينما لا توجد فى نظراتها التيتعيش فى المياه المالحة . ففى الحالة الأولى تكون الأميبا محاطة بمحلول تركيزه أقل بكثير من تركيز الخاية ولهذا فإن الماء ينتشر بالأستمرار داخل هذه الخلية الحيوانية ، وفى الحالة الاخرى فإن الأميبا التى تعيش فى الماء المالح تحاط بمحلول تقريبا متوازن االتركيز مع السائل الداخلى . واذا انتشرت كمية قليلتمن الماء للداخل فإن الحيوان يتخلص منها بواسطة الانتشار البسيط خلال الغشاء الخلوى .

وقد اثبتت التجارب على كرات الدم الحمراء ان هذه الخلايا تنتمى إلى مجموعة الأشياء التى تعرف بأنها المقياس الأزموزى ، وهى الأشياء التى لها القدرة فى أن تغير من أحجامها فى الأوساط المختلفة الأساس بواسطة تبادل الماء فقط .

طرق تعيين نفاذية الخلية Methods of determination of cell permeability

١ - **البلزمة** plasmolysis : تعتمد هذه الطريقة على مشاهدة ظاهرة البلزمة (تغير شكل البروتوبلازم) تحت المجهر من الخلايا الحيوانية التى تستخد كمادة جيدة لدراسة النفاذية وخاصة نفاذية الماء وهى بيض بعض الحيوانات البحرية مثل الكيرويبتروس chropterus وهذا البيض كروى الشكل ذو حجم ثابت فى الظروف العادية ولكنه يتفخ فى المحاليل منخفضة التركيز وتنكمش فى المحاليل المرتفعة التركيز وذلك بدون أن تفقد هذه الخلايا شكلها الكروى . ويمكن تعيين الانتفاخ أو الانكماش بقياس قطر البيضة ثم حساب الحجم .

٢ - **بلزمة الدم** Haemolysis : بهذه الطريق تحسب النفاذية بواسطة قياس البلزمة فى كرات الدم الحمراء عن طريق الكثافات الضوئية المختلفة التى تحدث عن طريق تغيير حدة لون المحلول الذى توجد به كرات الدم الحمراء . وهذا القياس (مرتبط بعامل الوقت) ويعطئ فكرة دقيقة عن النفاذية لهذه المادة .

٣ - **النظائر المشعة النشطة** Radioactive isotopes : فى حالة نفاذية الالكترونيات يستحسن أن تدرس عن طريق استخدام النظائر المشعة النشطة . فى هذه الحالة فإن العناصر الأثرية trace elements تستخدم بدلا من المركبات العادية ثم تقاس نفاذيتها عن طريق عداد جيجر Geiger counter وهذه طريقة هامة فى تعيين كمية المادة التى تنفذ داخل الخلية خلال فترة محددة من الزمن .

٤ - **الانتشار والانتقال النشط** Diffusion and active transport :

تسمح الثقوب الدقيقة التى توجد فى الغشاء البلازمى فى انتشار الجزيئات التى لا يتجاوز قطرها ٧ ° . ومن خلال هذه الثقوب تمر بسهولة نسبية المواد التى لا تذوب فى الدهون وذات الاحجام الصغيرة مثل الماء من داخل الخلية Nلى خارجها . وتنتقل المواد خلال الغشاء

البلازمى بواسطة عمليتين رئيسيتين :

١ - الانتشار diffusion ٢ - الانتقال المسهل Active transport

١ - الانتشـار :

وهذا يعنى حركة المواد بطريقة عشوائية بسبب الحركة العادية للمادة حيث تنتشر المادة المذابة من حجرة إلى اخرى عندمـا يكون التركيز أكثر أرتفاعا فى الحجرة الاولى عنه فى الثانية .

$$\text{معدل الإنتشار} = \frac{\text{معامل التركيز} \times \text{القطاع العرضى} \times \text{درجة الحرارة}}{\text{الوزن الجريئى} \times \text{المسافة}}$$

وقد ذكرنا سابقا أن الغشاء الخلوى ما هو الا صحيفة من الدهون تغطى سطحها طبقة من البرفين . وهذا الغشاء الدهنى البروتينى يعمل كحاجز فاصل بين داخل الخلية وخارجها . فإذا لم تكنن المادة قابلة للذوبان فى الدهون فانها لا تستصيع ان تمر خلال الغشاء .

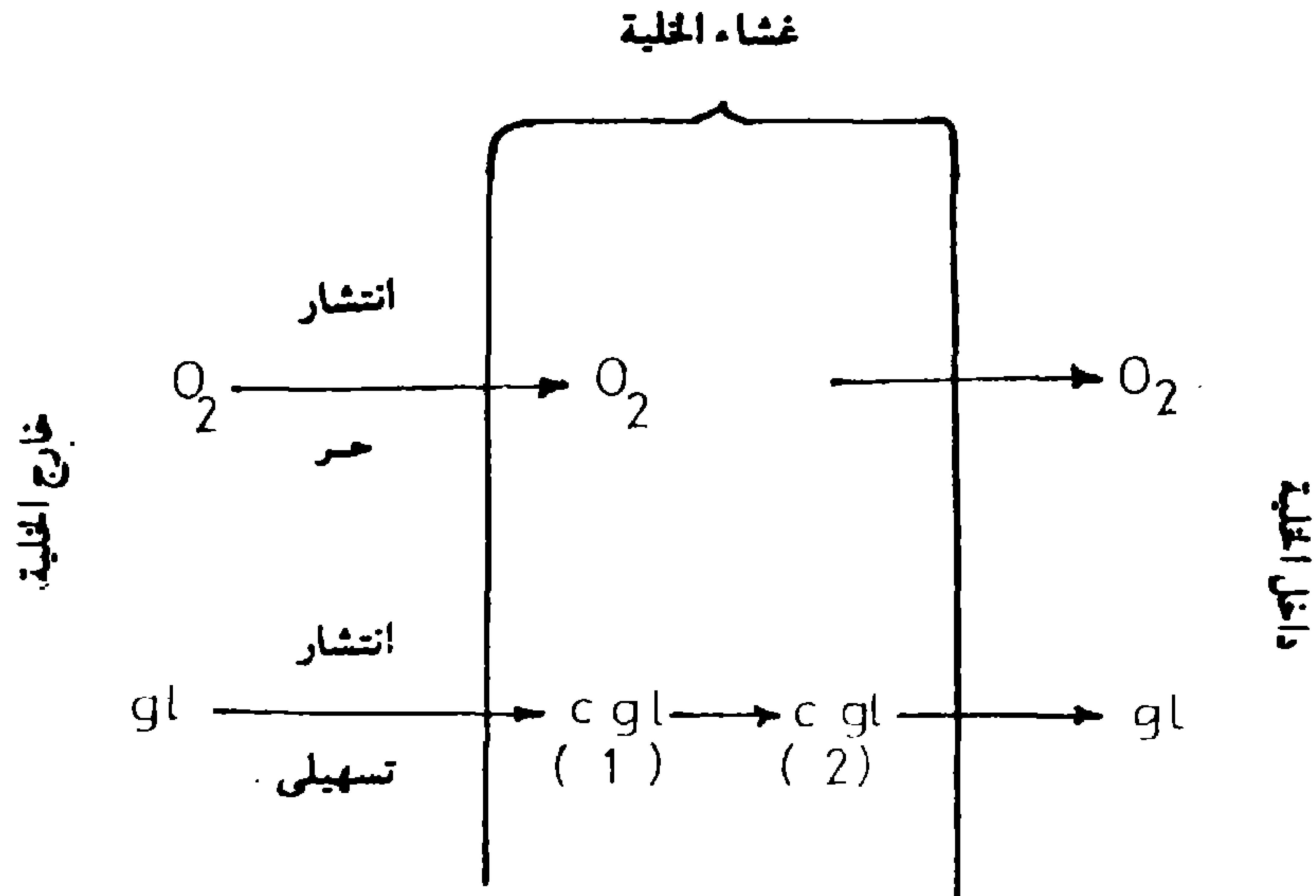
والمواد التى تذوب فى دهون الغشاء الخلوى أيضا فى الماء هى قليلة . وهذه تشمل الاكسجين وثانى اكسيد الكربون والكحول ومواد اخرى ذات اهمية قليلة . وعندما تأتى مادة من هذه المواد وتلتصق بالغشاء فإنها تذوب فى الحال فى الدهن وتنتشر بسهولة علاوة على إنتشارها فى الوسط المائى على جانبى غشاء الخلية . ولذلك فإن الحركة العشوائية للجرئيات قد تدخلها خلال الغشاء أو قد تأخذها مرة ثانية خارج الخلية من حيث أتت . اما اذا ذابت المادة بصعوبة ولا تذوب كلية فى الدهون فإن انتشارها سيتعطل تماما مثل الماء الذى هوعديم الذوبان فى الدهون ولذا فانه لا يمر كلية خلال المواد الدهنيـة ولكـن هذا الماء يمر خـلال الثقوب الدقيقة (٨) وينتطبق هذا تماما على الأيونات والجريئات التى تذوب فى الماء بشرط أن يكون حجم هذه الجسيمات أصغر من حجم الثقب . والجدول التالي يبين علاقة قطر المواد المختلفة بالنسبة لقطر الثقب .

النسبة الى قطر التغير	القطر	المـــادة
٣٨ر	٣	جزئ المـــاء
٤٥ر	٣ر٦	جزئ اليوريا
٤٨ر	٣ر٨٦	الكالســيوم
٤٩ر	٣ر٩٦	البوتاســيوم
٦٤ر	٥ر١٢	الصوديــوم
٧٧ر	٦ر٢	جزئ الجلسرين
١ر٠٤٠	٨ر٦	جزئ الجلوكوز
١ر٣٠	١٠ر٤	جزئ السكروز
١ر٣٥	١٠ر٨	جزئ اللاكتوز

ولا تزال هناك بعض المواد التى لا تذوب فى الدهون وذات حجم أكبر من حجم الثقب مثل الجلوكوز الذى يستطيع أن يعبر الغشاء عن طريق ما يسمى بالانتشار المسهل أو التسهيلى facilitated diffusion وطريقة الانتشار التى تتم فى مثل هذا النوع من الانتشار تحدث كما يلى :

١ - يتحد الجلوكوز بمادة C ، عند النقطة (١) ويكون المركب cgl وهذا المركب قابل للذويان فى الدهون بحيث يستطيع أن ينتشر إلى الجانب الاخر للغشاء فى الاصل .

٢ - عندالنقطة (٢) على الجانب الآخر فى الغشاء ينفصل الجلوكوز بعيدا عن الحامل بينما ينتشر الحامل عائدا إلى السطح الخارجى ليلتقط جلوكوزا آخر وينقله الى الداخل . وهلذها فإن تأثير الحامل هو أنه يعمل على ذويان الجلوكوز فى الغشاء لأنه بدون الحامل لا يستطيع ان يمر خلال الغشاء . ومن المحتمل أن تتواجد أنزيمات معينة تعمل كعامل مساعد لهذه التفاعلات الكيميائية وفى بعض الأمثلة تتم العملية بدون متطلبات من طاقة إضافية .



(شكل ١٢٣)
شكل يوضح عملية الانتشار

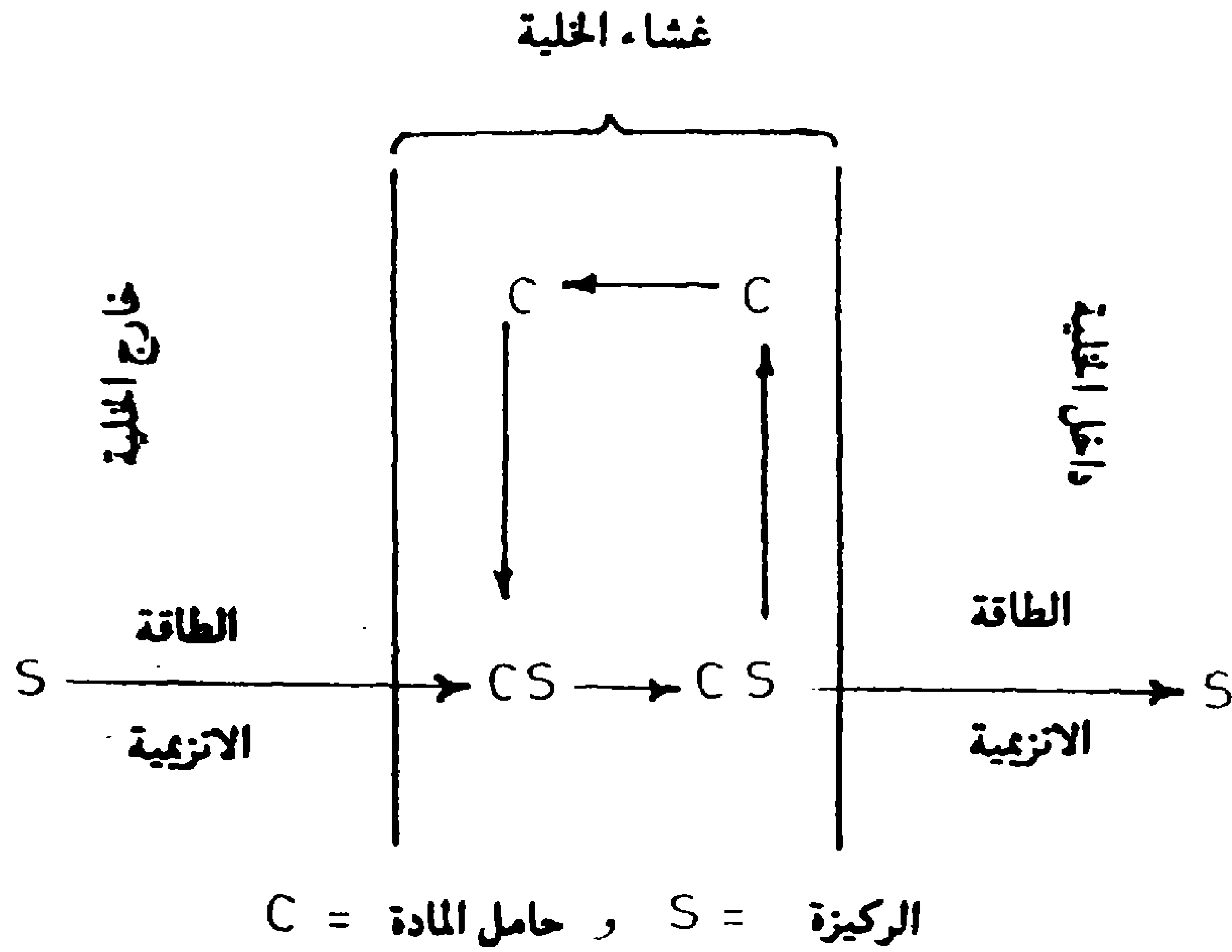
٢ - الانتقال النشط Active :

من الواضح أن كل المواد تنتشر من التراكيز العالية الى التراكيز المنخفضة ، ولا توجدما مـادة تستطيـع أن تنتشر ضد التركيز المنخفض إلـى التركيز الأعـلى والتـى يطلق عليهـا " صعود التل " . وعملية تحريك الجزئيـات إلـى صعـود ضـد التركيـز العالـى يطلق عليها " الانتقال النشط " . ومـن بين المواد التى تنتقل بواسطة الانتقال المنشط هذا خلال الغشاء الخلوى فى بعض اجزاء الجسم واليوريا وبعض السكريـات والاحمـاض الامينيـة . وعملية الانتقال المنشط متشابهة بالنسبة لكل المراد وهى تعتمد على الانتقال عن طريق المواد الحاملة .

١- المادة (S) تتحد مع الحامل (C) عندما تدخل الغشاء .

٢ - على السطح الداخلي للغشاء تنفصل المادة (S) من الحامل وتنطلق الى داخل الخلية .

٣ - يتحرك الحامل (C) عائدا الى السطح الخارجى ليلتقط كمية أكثر من المادة (S)



(شكل ١٢٤)
شكل يوضح الانتقال النشط

ويتضح أن هناك تشابها بين هذه العملية والانتشار المسهل ولكن الفارق هو أن الطاقة توزع خلال ATP لهذا النظام خلال عملية الانتقال المنشط . ويعتقد أن الحامل ما هو إلا فوسفولبيدات أو بروتين . وتوجد أجهزة متعددة من الحوامل فى كل الأغشية ويختص كل منها فى نقل مواد معينة ؛ فمثلا جهاز حامل ينقل Na^+ إلى خارج غشاء الخلية ويحتمل أن

ينقل K^+ لداخل الخلية فى نفس الوقت . ويبدو الجهاز الحامل Na^+-K^+ مرتبط بالتحلل المائى لمركب ATP . ويوجد أنزيم ATPase مرتبطا بغشاء الخلية . ومن المتفق عليه الآن أن (Na^+-K^+ATPase) مرتبط بالنقل النشط لكل من الصوديوم (Na^+) والبوتاسيوم (K^+) .

قانون ڤانت هوف ماريوت Vant Hoff - Mariotte Law :

ترتبط هذه الطريقة بنفاذية الماء بصورة خاصة . وحسب هذا القانون ، فإن حجم أى جسم - ممكن ان يطلق عليه " مقياس اوزموزى " يتناسب عكسيا مع قوة تركيز الوسط المسحيط . وعلى هذا الاساس ، اذا ازداد حجم الجسم انخفضت قوة تركيز الوسط الميحط وهكذا .

ولتوضيح ذلك القانون ، يفترض أن خلية الدم الحمراء يمكن تمثيلها على أنها نموذج معين فيه غشاء سطحى غير صلب أو جامد يحيط بكمية معينة من الهيموجلوبين والأملاح الذائبة ; هذذا الغشاء منفذ للماء والانيونات ولكن ليس الكتيونات . ومثل هذا النموذج ينتفخ او ينكمش نتيجة لانتقال الماء فقط عند وضعه فى محلول أقل أو أكثر تركيزا من المحلول الموجود بداخله . وعلى ذلك فانه يمثل مقياسا اوزموزيا نموذجيا حسب قانون ڤانت هوف ماريوت .

فاذا كانت (V) تمثل حجم الخلية ، (T) قوة تركيز الوسط المحيط ، (W) الجزء من حجم الخلية الذى يحتله الماء ، فإن القانون المذكور يمكن تمثيله على الوجه التالى :

$$V = W (1/T-I) + 1$$

وكما سبق ذكره ، فان المحلول مساوى التركيز أو الضغط الأوزموزى وهو الذى يساوى تركيز الخلية الموجودة فى ذلك الوسط . وعلى ذلك فإن مثل تلك الخلية لا تنتفخ ولا تنكمش فى مثل ذلك الوسط . وتعتبر مادة البالزما فى الحيوان محولا مساوى الضغط الازموزى بصورة نموذجية لقوة تركيز فيها ($T = 1.0$) ونفس هذه القيمة (1.0) هى الخاصة بالالكتروليتات والسكريات وغيرها التى تظل فيها الخلايا الحمراء بدون تغير فى شكلها او حجمها .

وعند انخفاض تركيز المحلول يزداد حجم الخلية حتى تصل الى الحجم الحرج (Vn) مع تركيز حرج جديد (Tn) . وأى ازدياد فى الحجم بعد ذلك ينتج عنه تحلل الهيموجلوبين . وفى

هذه الحالة تكون (A) ممثلة مساحة سطح الخلية التى تكون كروية فى تلك الحالة وعلى هذا تكون :

$$Tn = \frac{W}{(Vn\ No - I) + W}$$

والحجم الحرج لخلية الدم الحمراء فى الانسان هو (1.6 Vo.) . ويتضح من هذا القانون أن خلايا الدم الحمراء تعتبر مقياسا أوزوموزيا نموذجيا . وهذا واضح مما يلى :

١ - يوجد حجم حرج معين لحجم الخلية الحمراء يتوقف على قوة تركيز المحلول فى الوسط المحيط وبالطبع على كمية الماء التى تخترق غشاء الخلية . وأى ازدياد فى هذا الحجم الحرج يؤدى إلى تحلل الخلايا وتهدمها .

٢ - خلايا الدم الحمراء لا تتحلل بنفس الطريقة فى التركيز الواحد . ويرجع السبب فى ذلك اختلاف كميات الماء فيها وأشكالها وأحجامها الأصلية .

٣ - فى المحاليل مرتفعة التركيز ، يوجد حد أعلى لانكماش الخلايا نتيجة لفقدان الماء منها . وقد وجد بصورة عامة أنه عند وضع تلك الخلايا فى محلول مرتفع التركيز لدرجة ٢٠٪ ملح الطعام ، فإن نصف كمية الماء الموجودة بها هى التى تفقد فقط فى تلك الحالة . ولا تخضع كمية الماء المتبقية لعوامل الضغط الازموزى عندئذ . ويتسبب فقدان ذلك الماء من خلايا الدم الحمراء إلى ارتفاع معدل تركيب الهيموجلوبين فيها الى حوالى ٦٠٪ ، وعلى ذلك فإن هذا الهيموجلوبين يتبلور ولا سبيل عندئذ لخروج الماء من تلك البلورات .

وقد وجد بصفة عامتان نفاذية الماء تتراوح بين ١ - ٣ ويتم تقديرها باحتساب عدد الميكرونات المكعبة من الماء التى تمر خلال ميكرون ، مربع من سطح الخلية خلال دقيقة واحدة عند درجة حرارة ٢٠ درجة مئوية .

نفاذية الايونات (قانون دونان للتوازن)

Permeability to ions (Donnans Law of Equilibrium)

المعروف ان جزيئات المواد غير الالكتروليتينية (التى لا تتحلل فى الماء الى ايونات

مشحونة) تخترق غشاء الخلية بكفاءة اكثر عن الحبيبات المشحونة والايونات) . وتلعب الأيونات دورا أساسيا فى الحفاظ على النشاطات البيولوجية ولدخولها او خروجها من الخلايا أهمية بالغة وذلك بالنسبة للشحنات الكهربائية التى تقوم بحملها . ويمكن جعل هذا النوع من النفاذية عن طريق " قانون دونان للتوازن " (العلاقة التى توجد بين اثنين من محاليل الالكتروليتات يفصل بينهاغشاء لا يسمح بمرور أحد الايونات) وذلك على الصورة الاتية :

فإذا تم وضع محول من كلوريد الصوديوم (Na^+cl^-) على أحد جانبى غشاء شبه منفذ ، ووضع على الجانب الآخر محلول كلوريد البوتاسيوم (K^+cl^-) فإن الأيونات تستمر فى المرور فى الاتجاهين حتى يتم التوصل إلى حالة من التوازن على جانبى هذا الغشاء .

ولكن اذا وضع على احد جانبى مثل هذا الغشاء محلول كلوريد الصوديوم وعلى الجانب الآخر محلول غير قابل للنفاذ مثل أحمر كونغو Congo red وهو يتكون من الصوديوم ومادة اخرى يشار لها بالحرف R ، فإن مرور المواد فى تلك الحالة يمكن تمثيله على الوجه التالى اخذا فى الاعتبار ان الحرفين b,a يشيران إلى اعداد الايونات على جانبى هذا الغشاء .

I	II
a. Na^+	b. Na^+
a. Cl^-	b. R^-

ويلاحظ ان ايونات الصوديوم ($Na+$) والكلوريد ($cl-$) تمر خلال هذا الغشاء فى الاتجاه I ---- II وكذلك الاتجاه المضاد حتى يتم التوصل إلى نوع من التوازن أو التعادل عندما تكون سرعة الانتشار متماثلة على كلا الجانبية . فإذا اشير إلى عدد الايونات التى تنتقل خلال الغشاء من الحجرة I بالرمز × فإنه عند التوصل الى حالة التوازن سيكون فى الحجرة II نفس عدد الايونات الاصلى b بالضافة إلى عدد × الذى يمثل الايونات القادمة من الجانب I ، اى سيكون ($b+x$) ومن الناحية الأخرى ، فإنه سيكون فى الحجرة I سيكون هناك عدد ينقص بمقدار × كما هو موضح فيما يلى :

I	II
a — X. Na^+	b + x. Na^+
a — X.Cl^-	b. R^-
	x. Cl^-

ولما كانت سرعة الإنتشار من الجانب I الى الجانب II موازيا لتركيز أيونات الصوديوم (Na+) والكلوريد (cl-) فى الجانب I ، فإن هذا يمكن أن يعبر عنه بأنه (a-x)2 . وفى نفس الوقت فإن سرعة الانتشار فى الجانب المضاد ، اىْ من الجانب II الى الجابنب I سيكون موازيا لحاصل ضرب تركيز الصوديوم (Na+) والكلوريد (cl-) فى الجانب II ويكون (b+x)x . ويتم التوصل إلى التوازن الأيونى عندما تكون سرعة الإنتشار متساوية فى كلا الاتجاهين حسب ما هو موضح فيما يلى :

$$\begin{array}{ccc} \text{I} & & \text{II} \\ (a - x)^2 & === & (b + x) \quad x \end{array}$$

ومن هذه المعادلة التى يطلق عليها " معادلة دونان الاساسية"

Donnan's fundamental equation

- تركيز أيونات كل من الصوديوم (Na+) والكلوريد (cl-) متساو فى الحجر او الجانب I .
- عدد أيونات الصوديوم (Na+) أكثر إرتفاعا فى الجانب II عنه فى الحجرة I .
- تركيز أيونات الكلوريد (cl-) أكثر إرتفاعا فى الحجرة I عنه فى الحجرة II .
- تركيز أيونات الصوديوم (Na+) فى الحجرة II أكثر إرتفاعا عن تركيز الكلوريد (cl-) .

اهمية توازن دونان فى النشاطات الخلوية :

Significance of Donnan's equilibrium in cellular activities :

يلعب قانون دونان للتوازن دورا هاما فى تفسيدانتشار المواد القابلة للنفاذ خلال الأغشية الحيوانية والمواد غير القابلة للنفاذ فى تلك الحالات وكيفية التوصل إلى التوازن عندئذ . وتمثل البروتينات مثل هذه المواد غير النفاذة . وعلى أساس هذا القانون فإن الاختلاف بين كمية البيكربونات والكلوريد فى كل من خلايا الدم الحمراء ومصل الدم (مع اعتبار

الهيموجلوبين ممثلا للايونات غير النفاذة) قد أمكن تفسيره . والمعروف أن الهيموجلوبين يوجد بمعدلات مرتفعة فى خلايا الدم الحمراء .

وبجانب ذلك ، فإن الأيونات المعدنية (الأينونية والكاتيونية) تدخل الخلايا وتخرج منها . ومن المحتمل أن تبادلها يتم بمعدل نشط فى الخلايا والانسجة أثناء مراحل النمو وذلك لأن تركيد الأملاح يظل ثابتا بينما تكون كتلة البروتوبلازم فى حالة إزدياد . وهى كذلك مرتفعة ايضا فى الخلايا الافرازية التى يمكن إحلالها بأملاح مثيلة من الدم عن طريق إنتشارها خلال الأغشية الدموية . وبالمثل فإن تبادلا نشطا يحدث فى تلك المواد فى الأنسجة العضلية والعصبية أثناء نشاطاتها الفسيولوجية .

كذلك اوضح قانون دونان أن احتراق الأيونات المعدنية مختلف عن بعضها (ويعنى الاختراق penetrability السرعة النسبية التى تغير بها مادة معينة الغشاء البلازمى تحت الظروف القياسية) وظاهرة الإختراق هذه خاصية مميزة لمثل تلك المواد ، بينما تعتبر النفاذية permeability خاصية مميزة للغشاء الخلوى . والمعروف أن الأنيونات anions لها معدل اختراق اسرع من الكاتيونات Cations (cl- > Na+) ، ويمكن تمثيل معدل اختراق الأنيونات على الوجه التالى :

النيترات اكثر من الكلوريد اكثر من الخلات اكثر من الاكسالات اكثر من الكبريتات
Nitrate > Chloride > Acetate > Oxalate > Sulphate

ويكون فى حالة الكاتيونات :

Potassium > Sodium > Lithium > Magnesium > Calcium .

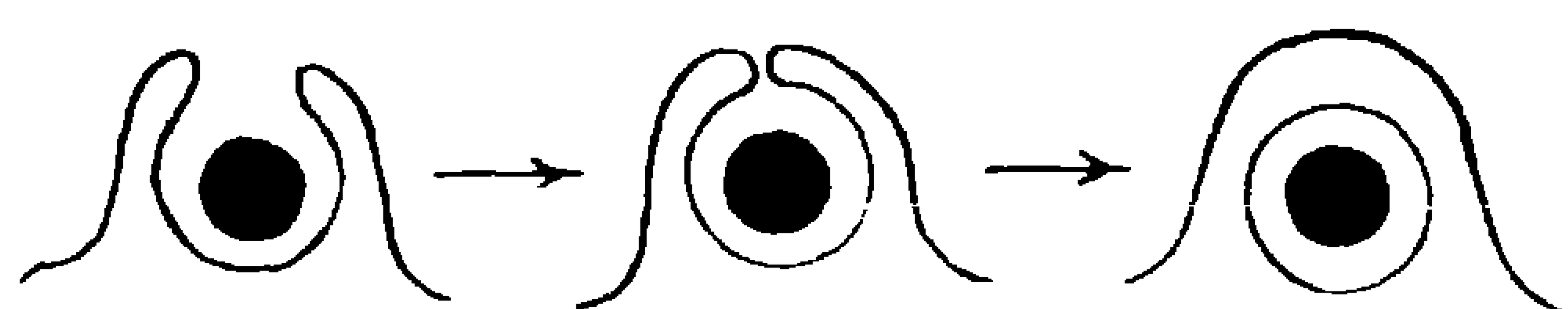
وفى حالة السكريات ، فإن عددا كبيرا من جزيئات الجلوكوز تنتشر داخل الخلايا للحفاظ على التوازن ، غير أنه بالنسبة للسكريات الأخرى (مثل السكروز) فإن مركبات أقل منها قد تعمل على الحفاظ على هذا التوازن . ويرجع السبب فى ذلك الى أن الجلوكوز مطلوب بشدة بواسطة الخلايا ويتم استخدامه بصفة مستمرة فى النشاطات الحيوية على حين أن السكروز يطئ فى عملياته الحيوية .

اختراق المواد الصلبة والسائلة Penetration of solids and salts :

من النواحي المرتبطة بمناشط الغشاء الخلوى عمليتا البلعمة والابتلاع phagocytosis والارتشاف pinocytosis . وعن طريق هاتين العمليتين تمر المواد الصلبة والسائلة داخل الخلية . ولما كانت العمليتان متشابهتين فإنه يطلق عليهما معا الانتقال الداخلي endocytosis وعكس ذلك عملية الطرد الخارجى exocytosis التى يتم عن طريقها طرد المواد خارج الخلية .

الابتلاع أو البلعمة phagocytosis :

تشير هذه الظاهرة إلى ابتلاع الخلية لحبيبات صلبة قد تصل فى حجمها إلى حد إمكان رؤيتها بواسطة الميكروسكوب الضوئى المعتاد وذلك مثل البكتريا وذلك هو السبب فى هذه التسمية التى تعنى عملية الأكل .



(شكل ١٢٥)

الخطوات المتتابعة لعملية البلعمة حيث يتقارب القدمان الكاذبان ويندمجان معا لادخال المادة الغذائية

وفى هذه الحالة يتم ابتلاع هذه المواد عن طريق تكوين أقدام كاذبة ، وتلتقى هذه مع بعضها بحيث تندمج الأغشية الخلوية لتلك الأقدام لتتكون فجوت معينة محاطة بغشاء الخلية (شكل ١٢٥) . وتشاهد هذه الظاهرة فى العديد من الاوليات بصورة عامة وبعض انواع البعديات (الميتازوا) مثل الخلايا البيضاء الحبيبية وبعض خلايا الأنسجة الضامة . كما أن اخذ الخلايا للحبيبات الصبغية يعتبر أيضا عملية بلعمة .

وتختلف الخلايا عن بعضها بالنسبة لخاصية البلعمة هذه ، فعلى سبيل المثال يمكن لبعض الخلايا أن تبتلع الفيروسات بينما لا يستطيع غيرها ذلك . وفى مثل تلك الخلايا البالعة تأخذ الفيروسات فى التكاثر والتضاعف ويزداد عددها بكثرة واضحة . كذلك تختلف الخلايا السرطانية عن بعضها فى قدرتها الابتلاعية حيث يكتسب البعض منها تلك الخاصية لا توجد فى البعض الاخر . ويرى بعض الباحثين أن عملية البلعمة هذه اكثر انتشارا فى الخلايا الليفية السرطانية فى المزارع النسيجية عنها فى الخلايا الليفية السوية . وبالإضافة إلى ذلك

فإن بعض الخلايا لها خاصية اختيارية فيما يتعلق بهذا النشاط الإبتلاعى . وعلى ذلك ، فإن هناك خلايا تبتلع حبيبات الأحمر المتعادل neutral red الصبغية ، بينما لا تبتلع البكتريا العصوية أو حبيبات الكربون . وبالمثل ، فإن الخلايا التى تنتج من الخلايا وحيدة النواة يحدث بها تحور فى مقدرتها البلعمية عن الخلايا العادية التيى تستطيع ابتلاع تلك البكتريا العصوية والحبيبات الكربونية .

وفى جميع هذه الحالات ، فإنه ليس من الضرورى أن تخترق الجسيمات المبتلعة غشاء الخلية ولكن على الاغلب فإن تلك الجسيمات تصبح ملامسة لغشاء الخلية ثم تغوص فى مادة الخليةالتى تفيض حولها . وفى بعض الأحيان تحمل هذه الجسيمات أجزاءا من أغشية الخلية داخل السيتوبلازم حيث تذوب أو يتم هضمها .

الارتشاف Pinocytosis :

تشير هذه الكلمة الى شرب الخلايا للمحاليل السائلة ، وذلك على عكس كلمة الإبتلاع التى تدل على عملية الأكل ، وقد وصفت عملية الإرتشاف هذه لأول مرة بواسطةقة العالم لويس (Lewis, 1931) . وبهذه الوسيلة فانه عند وضع الخلايا فى محاليل استزراع الخلايا والانسجة التى تحتوى على مواد سائلة معقدة التركيب من البروتينات وغيرها مما لا تستطيع الانتشار خلال أغشية الخلايا ، إلا أنه يمكن ابتلاعها عن طريق نشاطات الأقدام الكاذبة وحال دخول قطرات هذه المواد داخل الخلية ، فإنها تحاط بأجزاء من أغشية الخلية ، ثم تختفى بعد ذلك تدريجيا حيث تصبح من مكونات المادة السيتوبلازمية . وبعبارة أخرى ، فإن لفظ الإرتشاف يستخدم عادة لوصف طريق تكوين الفجوات الخلوية .

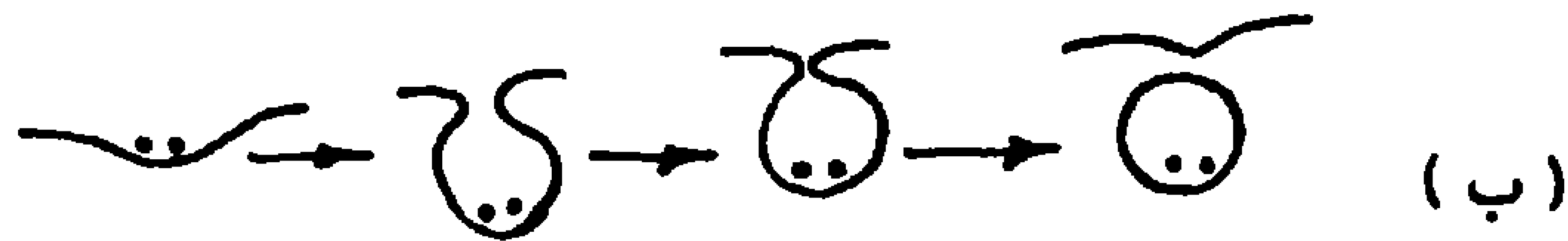


(شكل ١٢٦)
الخطوات المتتابعة لعملية الارتشاف

وذلك عن طريق تكوين حواف أو (شراشيب) نشطة من أغشية الخلايا التى تهبط بعد ذلك داخل الستوبلازم . وتتميز هذه الخلايا بأن حوافها متموجة وليست ملساء كمعظم الحالات . وقد أمكن متابعة تكوين مثل هذه الحواشى ونشاطاتها بواسطة التصوير العلمى .

وكما لوحظ فى محاليل استزراع الخلايا والأنسجة ، فإن الخلايا البلعمية الكبيرة macrophages تتميز بنشاط أرتشافى أكبر عنه من بقية الخلايا الاخرى . كذلك شوهد أن خلايا السركوما sarcoma السراطانى لها قدرة واضحة على عملية الارتشاف هذه ، وذلك أيضا فى مزارع الخلايا ، وعلى ذلك فإنها تشابه الخلايا البلعمية الكبرى فى هذا المجال . ومن ناحية أخرى . فان العالم لويس قد ذكر عام ١٩٤٧ أن خلايا الكرسينوما carcinoma قد لا يمكنها القيام بعملية الارتشاف هذه لأنها أولا خلايا طلائية جالسة أى مرتكزة (مثبتة) على أنسجة أخرى ولا يمكنها تكوين أقدام كاذبة .


(أ)


(ب)

(شكل ١٢٧)

(أ) خطوات عملية ارتشاف دقيق (ب) عملية ارتشاف أوسع مدى

الارتشاف الدقيق أو الارتشاف الشفطى أو الادمصاصى :

Micropinocytosis and rhopheocytosis (cell aspiring)

فى مثل تلك الحالات ، لا تقوم الخلايا بتكوين أقدام كاذبة ، ولكن غشاء الخلية يندغم للداخل فى السيتوبلازم مكونا حويصلات صغيرة (شكل ١٢٦) .

والفرق بين العمليتين المذكورتين هو أنه فى حالة الشفط أو الإدمصاص فإنه يستلزم التصاق الجزئيات المرتشفة بغشاء الخلية ، إما فى حالة الإرتشاف الدقيق ، فإن المواد الصلبة أو المحاليل المرتشفة لا يتعين أن تلتصق بغشاء الخلية ولكن يتم أخذها داخل التجاويف الخلوية مباشرة .

الطرد الخلوى Clasmatosis :

تتم هذه العملية على عكس عملية الارتشاف : ففى هذه الحالة تمتد من غشاء الخلية زوائد معينة محتوية على مواد معينة ، ثم تنفصل هذه الزوائد عن غشاء الخلية ، وفى هذه

الحالة فإن أجزاء غشاء الخلية هذه تتحلل أو تختفى ، وبذلك فإن هذه المواد تترك الخلايا دون اختراق أغشيتها .

وهناك ثلاثة أمثلة لعملية طرد المواد هذه : المثال الأول هو الخلايا كبيرة الأنوية megakaryocytes الموجودة فى نخاع العظام والتى تمتد منها أجزاء صغيرة من أقدامها الكاذبة خلال جدران الأوعية الدموية حيث تتكسر أو تتفتت مكونة الصفائح الدموية . والمثال الثانى الخاص بالخلايا البنكرياسية الحية عند وضعها فى الصبغات الحيوية . هذه الخلايا تقوم بتكوين زوائد من أغشيتها الخلوية التى تحتوى على السيتوبلازم وبعض المواد الافرازية . ثم تنفصل هذه الزوائد عن اغشيية الخلايا فى تجويف القناة البنكرياسية حيث تنساب اليها المواد الافرازية . أما المثال الثالث فإنه يوجد فى الغدة الدرقية حيث لوحظ فى الخلايا الحية أن هناك مواد غروانية معينة تصل إلى داخل تجاويف الحوصلات الخلوية تكون محتواه داخل أغشية سيتوبلازمية . وهذه تنفصل من الخلية بما يؤدى إلى تحرر أو انطلاق هذه المواد الغروية من الخلايا (بدون المرور خلال غشاء الخلية) .

الفصل الثانى والعشرين

الانزيمات الخلوية CKELLULAR ENZYMES

الخلية والتنفس CELL AND RESPIRATION

من المعروف ان الخلاياتقوم باداء العديد من الوظائف الحيوية مثل تكوين وهدم الكثير من المركبات فى درجة حرارة الجسم العادية . وتتم هذه العمليات تحت تأثير الإنزيمات التى قد تعمل على تنشيط أو إسـراع هذه العمليـات من ناحـية ، أو تهبيطهـا وتثبيطها من ناحية أخرى .

والإنزيمات مركبات بروتينية معقدة تتحول الى محاليل غروية عند وضعها أو اذابتها فى الماء . وهناك عوامل معينة تتحكم فى مدى نشاطات الإنزيمات ، وذلك مثل قوة تركيز الإنزيم والركيزة substrate التى يؤثر عليها ، ودرجة حرارة الوسط الذى يتم فيها التفاعل(حيث يعمل ارتفاع درجه الحرارة على ارتفاع معدل التفاعل إلى حد معين) ، ومعدل تركيز الأس الهيدروجينى pH وذلك لأن كل إنزيم يلزمه مستوى محدد من هذا التركيز بجانب عناصر معدنية منشطة مثل الصوديو (Na+) والبوتاسيوم (K+)) والمغنسيوم (Mg++) والزنك (Zn++) والكالسيوم (Ca++) والكوبالت (Co++) والحديد (Fe++) .

وتنقسم الإنزيمات الى مجموعتين أساسيتين ، هما :

١- إنزيمات محللة أو مميئة Hydrolytic enzymes :وتختص بتحلل الانواع المختلفة من المواد الغذائية .

٢ - الاإنزيمات التنفسية Respiratory enzymes :وهى المسئولة بصورة رئيسية عن النشاطات التنفسية فى الانسجة والخلايا الجسمية .

ويتم افراز أو تكوين الإنزيمات المحللة على هيئة غير نشطة يسمى الزيموجين Zymogen ، تمر من الخلايا التى كونتها الى التجاويف الجسمية حيث يتم تحويلها الى الحالة النشطة بواسطة مواد معينة تسمى المحركات او المنشطات kinases ؛ فعلى سبيل المثال يتم تحويل التربسينوجين غيـر النشط إلـى تربسيـن نشـط تحـت تاثير الإنتيروكينيز (Trypsinogen enterkinose Trypsin) .

وبالنسبة للانزيمات التنفسية ، فهناك مواد معينة قد تؤثر على نشاطاتها تعرف بالانزيمات المرافقة coenzymes التى تحدد مع الإنزيمات التنفسية غير النشطة (apoenzymes) فتحولهـــا إلـــى إنزيمـــات نشطة كاملة (holoenzymes) ؛ من هذه المواد : جلوتاثيون glutathione وريبوفلافن riboflavin .

كذلك يمكن تقسيم الإنزيمات إلى النوعين التاليين :

أ - انزيمات بين خلوية Intercellular enxymes ، وهى الإنزيمات التى تقوم الخلايا بافرازها فى الاماكن أو المساحات بين الخلوية ، وذلك مثلانزيم هياليورينيديز hyaluronidase الذى يفرز فى الانسجة البينية فى الخصية .

ب - انزيمات خلوية داخلية Interacellular enxymes ، وهى التى تفرز داخل الخلية وتبقى فيها للقيام بدورها فى النشاطات الخلوية المختلفة .

على أنه من الناحية السيتولوجية ، تعتبـــر إنزيمات المجموعة الثانية (الخلوية الداخلية) أكثر أهمية من المجموعة الأولى ، وإن كان البعض منها قد يمارس نشاطه خارج الخلايا وذلك مثل حامض الأسكوربيك ascorbic acid وانزيم ريبونيوكلييز ribonuclease . ومن الناحية الأخرى ، هناك إنزيمات مثل إنزيمات سيتوكروم cytochromes تفقد فاعليتها إذا خرجت من الخلايا . وفى هذا الاتجاه ، تقسم الانزيمات الى الانواع الثلاثة التالية .

١ - الانزيمات المحللة Lyoenzymes ، وتوجد ذائبة فى البرتوبلازم ومن الممكن استخلاصها بطرق معينة .

٢ - الانزيمات الثابتة Demoenzyumes ، وتكون مرتبطة بالبروتوبلازم ويصعب استخلاصها بالطرق العادية .

٣ - الانزيمات الداخلية Endoenzymes ، وتكون عادة مدمصة أو مرتبطة بالاغشية الخلوية ، وهذه يمكن استخلاصها فى حالة إذابة تلك الأغشية بالوسائل الكيميائية او الميكانيكية .

وفيما يتعلق باماكن أو مناطق تواجد الانزيمات داخل الخلية ؛ هناك البعض منها الذى

يكون منتشراً فى الارضية أو المادة السيتوبنلازمية cytoplasmic matrix وذلك مثل الانزيمات محللة الجليكوجين glycolytic enzymes . ويوجد البعض الأخر داخل محتويات معينة وذلك مثل اللسوسومات lysosomes ، ويرتبط البعض الاخر بالأغشية الخلوية .أما فيما يتعلق بالانزيمات التنفسية ، فإنها تقع جميها بلا استثناء داخل الميتوكندريا .

الانزيمات التنفسية أو المؤكسدة Respiratory or oxidative enzymes :

هذه الانزيمات - كما سبقت الإشارة - توجد جميعها داخل الميتوكندريا ، وتلعب الدور الرئيسى فى جميع عمليات الأكسدة داخل الخلايا . وبصورة أدق فانها توجد داخل أو على الحواجز الميتوكندريية مترتبة بطريقة تتابعية معينة . وقد أمكن الحصول من الميتوكندريا على حبيبات انزيمية كوية الشكل متوسط أقطارها ١٥٠أنجستروم ، وتستطيع هذه الحبيبات الدقيقة القيام بعمليات الأكسدة ونقل الالكترونات من موقع لأخر .

وتعتبر السيتوكرومات cytochromes أكثر هذه الإنزيمات اهمية ، وهى انزيمات محتوية على الحديد فى تركيبها ، والمعروف أنه يوجد منها خمسة أنواع فى ميتوكندريا الخلايا الحيوانية يشار اليها بالرموز : $b\text{-}c_1\text{-}C_2\text{-}a$ and d_2 والمعتقد أن سيتوكروم (a) هو مثل انزيم " سيتوكروم اكسيديز " cytochrome oxidas أيانزيم سيتوكروم المؤكسد .. وهى عموما تختلف اختلافا طفيفا عن بعضها فيما يتعلق بامتصاص بعض الحزم الاشعاعية .

أما المجموعة الأخرى من هذه الإنزيمات ،فتلك التى لها القدرةعلى انتزاع الهيدروجين من الركائز المختلفة ، ولذا يطلق عليها الانزيمات نازعة الهيدروجين (ديهيدروجينيز)Dehydrogenases ، وأشهرها انزيم(سكسينيك ديهيدروجينيز succinic dehydrogenase) الذى يقوم بتنشيط أيونات الفوسفات من حامض السكسينيك .

وتحدث عمليات الأكسدة داخل الخلايا وهى تلعب دورا هاما فى تحرير أو اطلاق الطاقة الحرارية الازمة للنشاطات الخلوية . ويطلق على عمليات التأكسد هذه بصورة عامة " التنفس الخلوى الداخلى " Intracellular respiration .

وقد ظل الاعتقاد سائد ا زمنا طويلا ان عملية الاكسدة وعملية الاختزال المقابلة لها تعتمدان بصورة اساسية على الاتحاد المباشر بالكسجين أو فقدانه . إلا أنه أصبح من المعلوم الان انه فى حالة التنفس اللاهوائى - حيث لا يوجد الاكسجين - تحدث سلسلة متتابعة من الأكسدة والإختزال .

النظرة الحديثة لمفهوم الأكسدة والإختزال :

Modern viewof oxidation and reduction

تشير هذه النظرة الى أن عملية التاكسد تعنى إنتزاع أو إستخلاص الألكترونات من الجزيئات أو الذرات ، وتعنى عملية الإختزال عكس ذلك ، أى إضافة الكترونات إلى الجزيئات والذرات .

وعلى ذلك ، فإنه بالإضافة إلى عملية الإرتباط المباشر بالكسجين فإنه يمكن إعتبار التغيرات الكيميائية الآتية عمليات أكسدة :

١ - فقدان الهيدروجين ، مثال ذلك ، تتم أكسدة حامض الأسكورميك إلى حامض الاسكوربيك منزوع الهيدروجين نتيجة لفقدان ذرتين من الهيدروجين

Ascorbic acid -2H dehydro ascorbic acid.

٢ - إضافة الماء ، مع تزامن فقدان الهيروجين ،وذلك مثل حالة تكوين حامض الخليك $(C_2H_4O_2)$ من الكحول الايثيلى .

٣ - فقدان الالكترونات مع عدم إضافة أكسيجين أو فقدان الهيدروجين ساعتيئذ . مثال ذلك الحديد ثنائى التكافؤ bivalent iron (Fe++) Ferrous من أكسدته إلى حديد ثلاثى التكافؤ trivalent iron (Fe+++) - Ferric ومعنى ذلك تحول ايون الحديد الاول الى النوع الثانى نتيجة لفقدان الكترون واحد فقط $(Fe^{++} \text{---} Fe^{+++} + é)$.

وعلى اية حال ، فانه فى جميع هذه العمليا ت الكيميائية ، فان الحقيقة الاساسية هى **ان عملية الاكسدة oxidation هى فى جوهرها عملية فقدان الكترونات من الجزئ أو الذرة المؤكسدة وفى مقابل ذلك فان عكس هذه العملية ، أى الاختزال reduction تتم عن طريقة إضافة الالكترونات .**

التنفس الخلوى CELL RESPIRATION

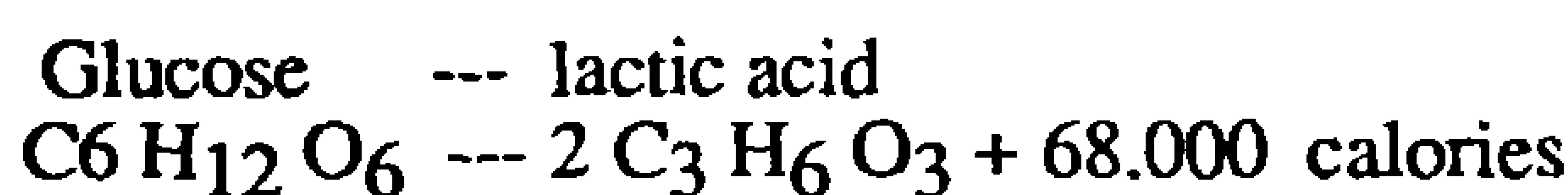
تطلق هذه العبارة على جميع العمليات الحيوية التى تحدث داخل الخلايا وتؤدى إلى انطلاق الطاقة الحرارية الكامنة فى المركبات الخلوية . وهناك نوعان من هذا التنفس ، هما :

أ - التنفس الهوائى Aerobic respiration وهو يتم فى وجود الاكسيجين .

ب - التنفس اللاهوائى Anaerobic respiration ، وهو الذى يتم عن طريق انتزاع الهيدروجين من المركبات الخلوية .

التنفس اللاهوائى Anaerobic respiration

وهو الذى يحدث - كما سبق القول - فى وسط خلوى لا يتوفر به الاكسيجين الجزيئى فى السيتوبلازم فى جميع الخلايا الحية . ومن افضل الامثلة لذلك ، عملية تحلل الجلوكوز glycolysis التى تحدث فى الخلايا العضلية .

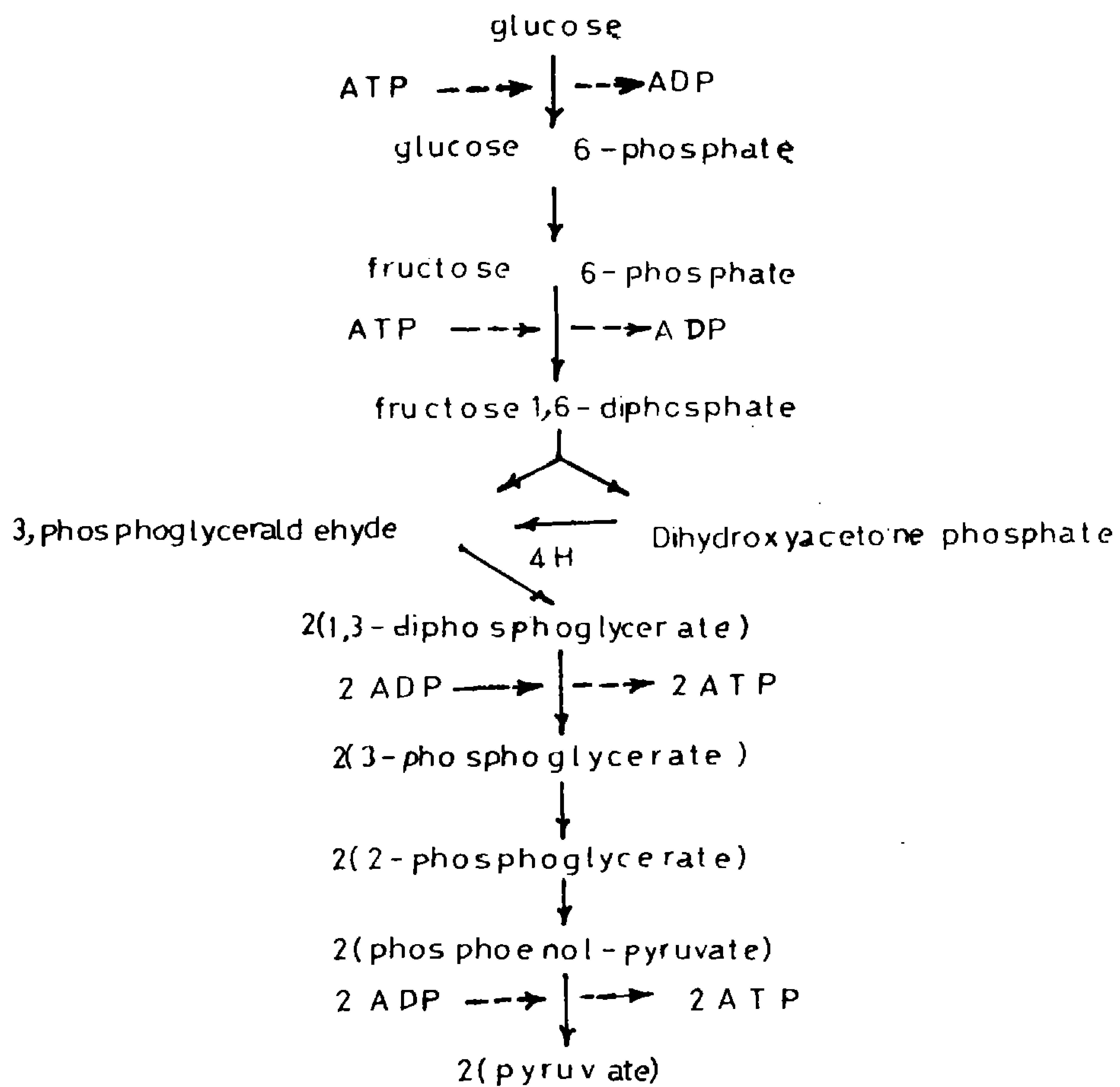

Glucose --- lactic acid

$C_6 H_{12} O_6$ --- $2 C_3 H_6 O_3$ + 68.000 calories

جلوكوز   حامض لاكتيك   كالورى

وبصفة عامة ، فانه من أهم نواتج مثل هذا التنفس غير الهوائى حامض البروفيتيك pyruvic acid . ففى حالة تحلل الجلوكوز ، يتهدم كل جزئ من حامض اللاكتيك المتكون الى جزئين من حامض البروميتك . ويلاحظ فى هذه الحالة عدم ضرورة وجود الكسيجين ، ومع ذلك تنطلق الطاعة الحرايرة ، ولعل ذلك سبب تسـمية هذه العمليـة الاكسدة اللاهوائية anaerobic oxidation .

ويمكن متابعة الخطوات المختلفة المتضمنة فى هدم الجلوكوز على النحو التالى :



(شكل ١٢٨)

Anerobic respiration التنفس اللاهوائي

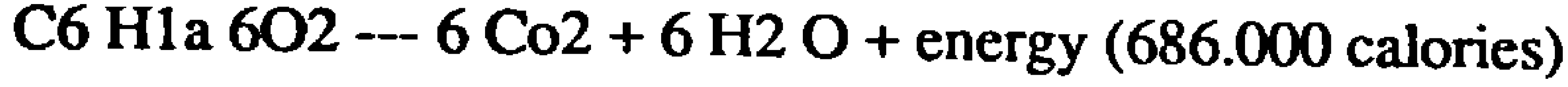
الانزيمات والانزيمات المرافقة المتضمنة فى عمليات تحلل الجلوكوز
Enzymes and coenzymes of glycolysis

Enzymes الانزيمات		coenzymes or activator الإنزيمات المرافقة أو المنشطات
Hexokinase	هكسوكينيز	Mg^{++}
Glucose -6-phosphatase	جلوكوز - ٦ - فوسف	Mg^{++}
Phosphohexose isomerase	فسفوهكسوز أيسوميريز	Mg^{++}
Phosphofructokinase	فسفوفركتوكينيز	Mg^{++}
Diphosphofructose phosphatase	فسفوفركتوز فوسفاتيز	Mg^{++}
Aldolase	الدوز	Zn^{++}-Co^{+}-Fe^{++}-Cu^{++}
Phosphoglyceraldehyde dehydrogenase	فسفوجليسر الديهيد دهيدروجينيز	DPN
Phosphoglyceric acid kinase	حامض فسفو جليسريك كينيز	Mg^{++}
Phosphoglyceromutase	فسفوجليسروميتيز	Mg^{++}
Endolase	اندوليز	Mg^{++}-Mn^{++}
Pyruvic acid kinase	حامض بيروتيك كينيز	Mg^{++}-K^{+}
Lactic acid dehydrogenase	حامض لاكتيك ديهيدروجينيز	DPN-Mg^{++}

ويلاحظ أن وجو د الأكسيجين ليس مطلوبا فى عملية تحلل الجلوكوز ، وحصيلة هذه العملية تكوين جزيئين من الأدينوزين ثلاثى الفوسفات ATP بالنسبة لكل جزئ مستخدم من الجلوكوز . وهذه الكمية ليست فعالة بنفس القدر كما يحدث عند تكوين ٣٨ جزيئا من ATP فى حالة استخدام حامض البروفيك pyruvic acid اثناء عملية التنفس الهوائى (أكسدة الكربون إلى ثانى اكسيد الكربون) وذلك داخل الميتوكندريا . على ان هذا لا يمنع من القول أن عملية التنفس او الاكسدة اللاهوائية لها أهميتها الخاصة عندما تكون هناك حاجة سريعة لتوفر الطاقة الحرارية وذلك مثل الحالات الجنينية وحالات الخلايا السرطانية حيث تكون هذه الطريقة هى الوسيلة الأساسية المتاحة فى تلك الظروف . كذلك تحدث هذه العملية فى الخلايا التى تم تميزها وذلك مثل الخلايا العضلية .

التنفس الهوائى Aerobic respiration :

فى حالة التنفس الهوائى ، يتحتم وجود الاكسيجين لاحتراق المواد العضوية



$C_6\ H_{1a}\ 6O_2$ --- $6\ Co_2 + 6\ H_2\ O$ + energy (686.000 calories)

جلوكوز　　　　　　　　　　　　　　　　كالورى

وتحدث هذه العملية فى الميتوكندريا التى توجد منتشرة فى أنحاء السيتوبلازم فى جميع الخلايا حقيقية النواة eukaryotic cells . ولذلك يطلق على الميتوكندريا " نباتات الطاقة " plants of energy . ويختلف توزيع الميتوكندريا وتعدادها ونمط تواجدها فى الخلايا المختلفة حسب معدلات نشاطات هذه الخلايا .

على أن عملية التنفس الهوائى هذه مرتبطة إرتباطا وثيقا لعملية التنفس اللاهوائى ؛ فتهدم الجلوكوز (الذى يحدث خلال عملية التنفس اللاهوائى) فى مادة السيتوبلازم تنتج عنه مادة بيروفيت pyrovate التى تنتشر داخل الميتوكندريا بعد تحولها الى انزيم اسيتيل أ المرافق acetyl coenzyme A . وتدخل هذه المادة أو تمر بدورها خلال سلسلة متتابعة من المتفاعلات يطلق عليها فى مجموعها " دورة كاربوكسيليك الحمضية الثلاثية أو دورة كربس tricarboxylic acid cycle or kreb's cycle. متهدمة الى ذرات ثانى اكسيد الكربون والهيدروجين . والواقع أن جميع المواد الغذائية (مشتملة على المواد الكربوهيدراتية والدهون والبروتينات) يتم تهدمها فى مادة السيتوبلازم الى " انزيم اسيتيل أ المرافق " acetyl coenzyme A الذى يتم اشتقاقه من مصدرين رئيسيين هما الجلوكوز والأحماض الدهنية . وتوجد جميع الإنزيمات المسئولة عن دورة كربس داخل الميتوكندريا .

ويمكن سرد الخطوات المتتابعة دورة كربس على النحو التالى :

١ - تتحول مادة بيروفيت أولا إلى " إنزيم اسيتيل أ المرافق " acetyl coenzyme A .

٢ - يتحد انزيم اسيتيل أ المرافق مع مادة " اكسالواسيتيت " oxaloacetate وبذلك تتكون مادة سترات citrate وهى الركيزة الاولى فى دورة كربس .

٣ - تفقد السترات جزيئا من الماء وتنتج مادة " اكونتيت " acontate .

٤ - باضافة الماء الى مادة اكونتيت تتكون مادة " أيزوسترات " isocitrate .

٥ - تتأكسد مادة "أيزوسترات " الى مادة " اكسالوسكسينيت oxalosuccinate ويعمل هـــذا علـــى اختـــزال مـــــادة " نيكوتينامبد - أدنيـــن ثنائى النيوكليوتيد " nicotinamide-adenine dinucleotide (NADP+) الى NADPH المختزل

٦ - يفقد اكسالوسكسينيك ثانى اكسيـــد الكربـــون مكـــونا اكسالوجلوتاريـت oxaloglutarate .

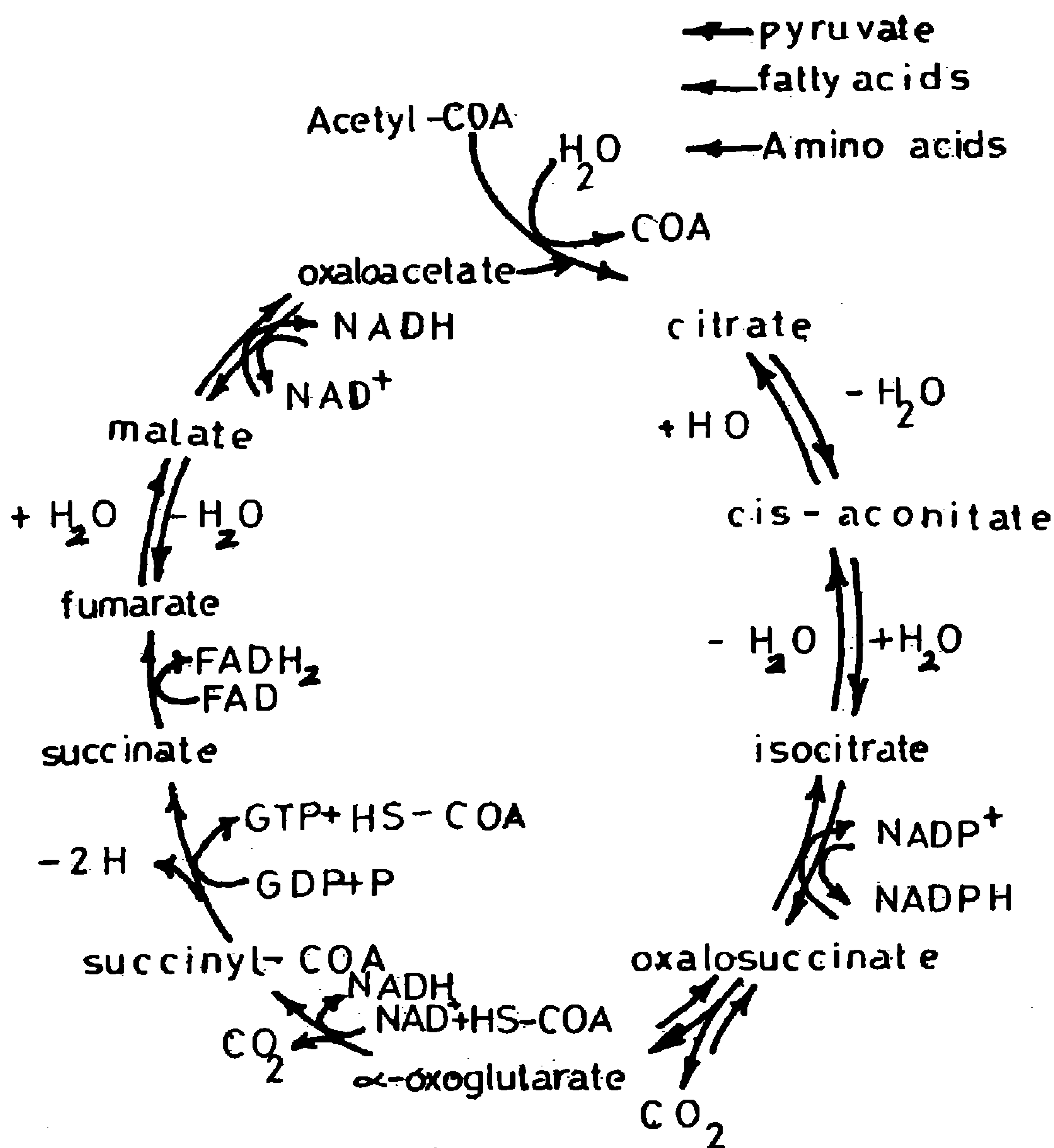
٧ - تتحول هذه المادة الى " سكسنيل أ - المرافق succinyl A - Co.A فى وجـــود " انزيم أ - المرافق " coenzyme A .

٨ - يستخدم جزء من مادة السكسينات فى مرحلة متاخرة لتكوين ادينوزين ثلاثى الفوسفات ATP . أمـــا بقيتها فينتزع منها الهيدروجين متحولة الى مادة " فيوماريت fumarate" .

٩ - باضافة الماءالى فيوماريب تتكون مادة " ماليت " malate .

١٠ - يتأكسد الماليت الى اكســـالوأسيتيت مكـــونا جزيئا اخر من NADH وذلك من NADT .

وعند هذا الحد تعاد دورة كربس وتتحدمادة اكسالواستيك مع انزيم اسيتيل أ - المرافق مكونا السترات .



(شكل ١٢٩)
دورة كريبـــس

السلسة التنفسية Respiratory chain :

فى نهاية العملية تتم اكسدة الهيدروجين مصحوبا بانطلاق طاقة حرارية أكثر لتكوين الدينوزين ثلاثى الفوسفات ATP . ويتعرض الجزئ المؤكسد الناتج من دورة كربس الى

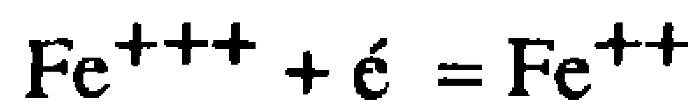
سلسلة من تفاعلات الاكسدة والاختزال داخل الميتوكندريا . ويوضح الشكل التالى مسارا مبسطا لحمل أو نقل سلسلة الالكترونات ، وفيه يشار الى نيوكليوتيدات أدينين نيكوتيتميد المختزل .reduced nicotinamide adenine nucleotides (NPDPH) على انها مركبات .

السلسلة المتتابعة لعمليات الاكسدة والاختزال فى السلسلة التنفسية التى تحدث فى البيبات المرتبطة باغشية الميتوكندريا

successive oxidation - reduction reactions in the respiratory chain which occur in the particles attaches to the membranes of hte mitochondria.

السيتوكرومات حاملة الحديد The cytochromes-iron containing

هذه الانزيمات هى المتضمنة فى تفاعلات الأكسدة والاختزال وتعتمد بصورة أساسية على التحولات الاتية :

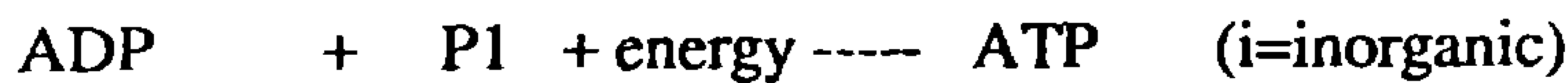


$Fe^{+++} + é = Fe^{++}$

وسيتوكروم (a3) أو سيتوكروم المؤكسد cytochrome oxidase هو الذى يقوم بالمرحلة النهائية فيما يتعلق بحمل الالكترونات إلى الأكسجين واتحاده بالهيدروجين لتكوين الماء . وهذه هي الخطوة أو المرحلة الوحيدة التى تتطلب وجود الأكسجين فى عملية التنفس الهوائى .

فسفرة التأكسد Oxidative phosphorylation :

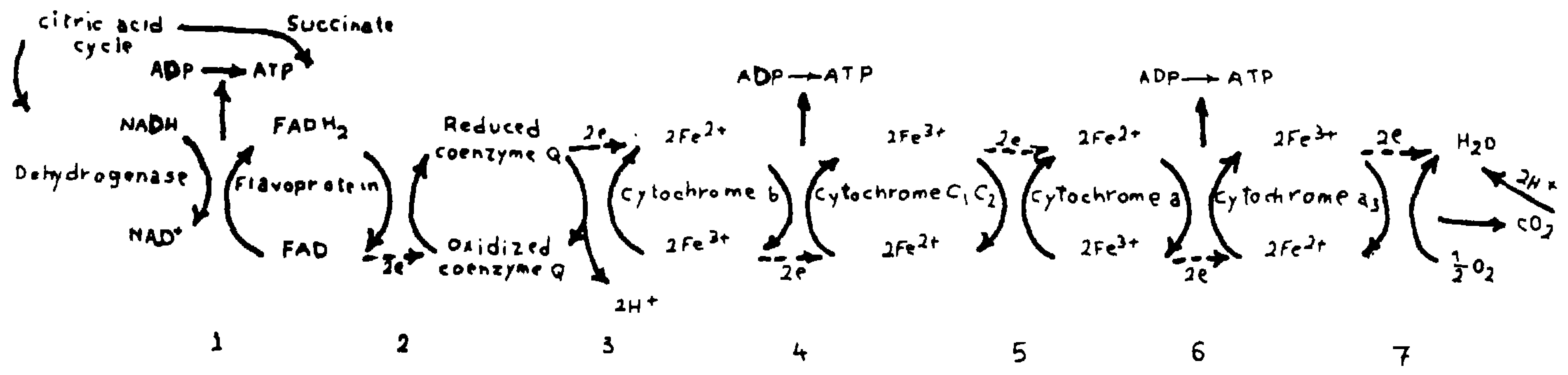
كما ذكر سابقا ، فإن الطاقة المتحررة أثناء المراحل المختلفة فى السلسلة التنفسية تستخدم لانتاج ادينوزين ثلاثي الفوسفات ATP من ادينوزين ثنائى الفرسفات ADT ، ومعنى ذلك أن تلك الطاقة المتحررة تختزن فى الادينوزين ثلاثى الفوسفات . وعملية تكوين ادينوزين ثلاثى الفوسفات ATP هذه هى التى يطلق عليها عمليه " فسفرة التاكسد " oxidative phosphorylation وذلك لأن الفوسفات يتم إضافته الى الادينوزين ثنائى الفوسفات ADP بإستخدام الطاقة الناتجة عن التأكسد .



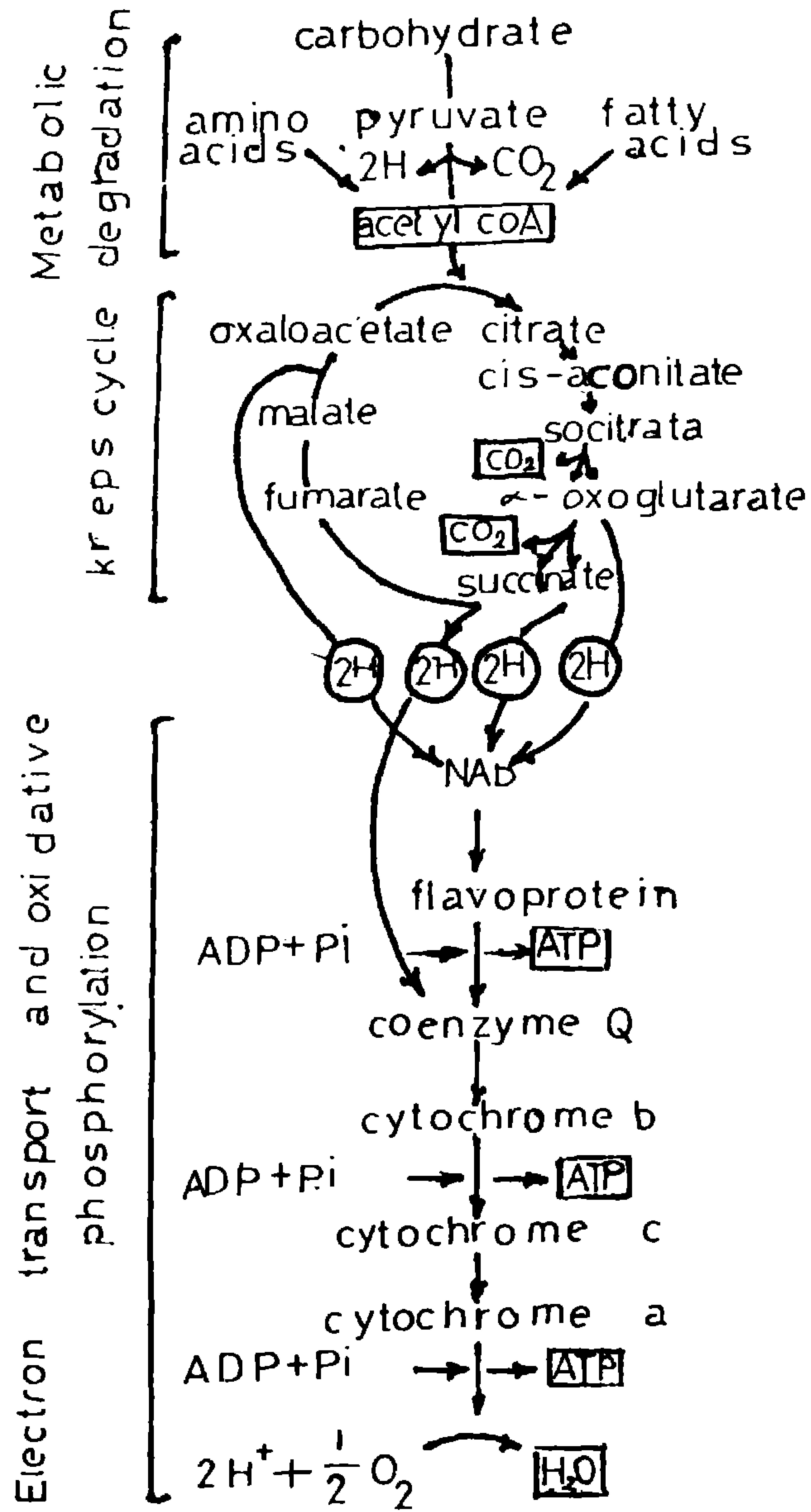
ADP + P1 + energy ----- ATP (i=inorganic)

غير عضوى ادينوزين ثلاثى الفوسفات طاقة فوسفات ادينورين ثنائى الفوسفات

وتقدر الحصيلة النهائية لأدينوزين ثلاثيالفوسفات المتكونة نتيجة عملية أكسدة كاملة لجزئ جلوكوز فى الخلية بمقدار ٣٨ جزيئا .



(شكل ١٣٠)
مسلسل التفاعلات الكيماوية فى العملية التنفسية



شكل (١٣١)

السلسلة التنفسية فى الحالة العادية (الهوائية)

الفصل الثالث والعشرون

الإفراز الخلوى Cell secretion

تحدد عادة عمليـــة الافـــراز الخوى كنتيجة للنشاط الخلوى الذى يتم على ثلاث مراحل :

(١) امتصاص الخلية لمواد معينة عن طريق غشاء الخلية وتعرف هذه الحالة بعملية **البلع** ingestion .

(٢) تكون مواد داخل الخلية وتعرف بعملية **التخليق** synthesis .

(٣) التخلص من منتجات الافراز يطردها خارج الخلية والتى تعرف بعملية **القذف او البثق** extrusion . وقد تستخدم المنتجات الإفرازية بواسطة خلايا أخرى أو تقوم بتنشيط او تثبيت خلايا معينة أو قد تتفاعل كيميائيا مع بعض المواد الأخرى أو تستبعد نهائيا من جسم الحيوان . وبصورة عامة تعرف عملية افراز الخلية بانها العملية التى بواسطتها يتم تخليق المواد داخل الخلية لكى تستفيد منها خلايا أخرى أو تطرد خارج الجسم .

وتعتبر عملية الإفراز واحدة من أهم الوظائف الخلوية المعقدة ويشارك فى عملية الإفراز هذه معظم المكونات الخلوية مثل جهاز جولجى ، والشبكة الاندوبلازمية ، والريبوسومات ، والنوية ، والنواة التى تقوم بدور مباشر أو غير مباشر فى عملية الافراز هذه .

الدورة الإفرازية secretary cycle :

طبيعة المنتجات المفرزة (Nature of secretory products) : فالمواد الإفرازية التى تتكون بالخلية إما ان تكون موادا مرئية يمكن مشاهدتها وتوضيحها بسهولة بالطرق السيتولوجية أو تكون موادا غير واضحة فى الخلايا ويصعب إظهارها بالطرق السيتولوجية . وبذلك يمكن التمييز بين نوعين من الافراز .

(١) **فى حالة النوع الأول** ، يمكن تمييز المواد الإفرازية بسهولة داخل الخلايا بواسطة الميكروسكوب الضوئى . حيث تتجمع هذه المواد داخل الخلية أولا ثم تطرد بعد ذلك

خارجها . وتظهر هذه المواد على هيئة حبيبات كاسرة للضوء (لامعة) او داكنة أو فجوات او قطيرات .. الخ ، وعادة ما توجد هذه الإفرازات فى مكان محدد فى الخلية ولها القابلية الشديدة للتفاعلات الهيستوكيميائية . ويشاهد هذا النوع من المواد الإفرازية بوضوح فى بعض خلايا البنكرياس ، وتنتمى خلايا البنكرياس هذه إلى فصيلة الخلايا المكونة لحبيبات الإفراز والتى تعرف باسم البروانزيمات (proenzymes) وتشاهد النواة فى مثل هذا النوع من الخلايا فى الجزء القاعدى للخلية ، كما توجد مواد نيكليوبروتينة nucleoproteins وميتوكوندريا مستطيلة . وأثناء الإفراز النشط للخلية فإن الجزء العلوى منها والذى يقع فوق النواة يمتلئ بحبيبات معينة كاسرة للضوء (لامع) غنية بالبروتينات وهذه هى حبيبات الافراز . وتتداخل مع هذه الحبيبات شبكة جهاز جولجى . وفى مراحل متاخرة تتحول هذه الحبيبات إلى الحالة السائلة ثم تمر خارج الخلية عن طريق تمزق يحدث فى الجزء العلوى لغشاء الخلية . ويتضخم جهاز جولجى أثناء عملية الإفراز وتزداد قابليته للإصطباغ .



(شكل ١٣٢)
شكل يبين النشاط الإفرازى لخلايا فى الغدة جار الدرقية

(A) حالة فى مرحلة غير افرازية توضح جهاز جولجى
(B) تضخم جهاز جولجى وتفككه
(C) تراكم الافرازات
(D) انطلاق الافرازات من الخلايا

(٢) أما فى حالة النوع الثانى ، فقد ثبت فسيولوجيا أن الخلايا تقوم فعلا بعملية تكوين الإفرازات الخلوية ، ولكن نواتج هذه الإفرازات لا يمكن الكشف عنها سيتوكيميائيا . واوضح مثال لهذه الإفرازات ما يحدث فى الغدة جارالدرقية Parathyroid gland والتى تقوم بافراز هرمونا قويا له القدرة على تنظيم أيض الكالسيوم فى جسم الحيوان . وفى هذه الحالة يمكن تحديد وتعيين الدورة الإفرازية عن طريق دراسة التغييرات التى تحدث فى مكونات الخلية أثناء فترة نشاط العدة . ولهذا فإن الحقن بجرعة كبيرة من مستخلص الغدة جارالدرقية يؤدى إلى ظهور بعض التغييرات السيتولوجية والسيتوكيميائية فى الخلية ، وفى مبدأ الامر تبدى الخلية مظهرا متجانسا ويظهر جهاز جولجى على هيئة جهاز شبكى الشكل . وبعد مرور بعض الوقت فإن جهاز جولجى يتفكك أو يتحلل إلى عناصر صغيرة تنتشر فى السيتوبلازم . وبجانب ما يحدث لجهاز جولجى من تغييرات تظهر فى الخلية فجوات كبيرة كما تشاهد الميتوكوندريا حويصلية الشكل . ولهذا فإنه على الرغم من أن النواتج الإفرازية غير مرئية الا ان التغييرات التى تحدث فى العضيات السيتوبلازمية تعكس مراحل عملية الإفراز داخل الخلايا .

طرق دراسة الدورة الإفرازية Methods of study of secretory cycle

١ - دراسة سيتولوجية لدورة الإفراز Cytological-study

أ - باستعمال الطرق التقليدية By using classical techniques

يمكن مقارنة الخلية التى تقوم بعملية الإفراز بآلة معقدة تقوم بإنتاج وطرد أو إخراج مواد إفرازية معينة . وعملية الإفراز عملية مستمرة ، ولذلك فإن الخلايا المختلفة لغدة مفرزة تمثل مراحل مختلفة لنشاط الغدة . وتبعا لذلك فإن التحضيرات الهستولوجية والهستوكيميائية لهذه الغدة مثلا تظهر صفات أو مميزات مورفولوجية مختلفة تبعا لمراحل الانشطة المختلفة للغدة . ويبو واضحا أنه عند تثبيت خلية ما فإن الصورة الظاهرة لهذه الخلية توضح خطوة واحدة من مراحل الإفراز وهى الحالة التى ثبتت عليها الخلية عند وضعها فى المثبت . وعند دراسة عملية الإفراز لنوع ما من الخلايا فإنه لا بد من وضع عامل الزمن فى الاعتبار وخصوصا عند إجراء ألى تحليل خلوى ظاهرى . والطريقة المثلى لدراسة عملية الإفراز هي ملاحظة الخلايا الحية لزمن كاف . وللحصول على صورة موحدة للنشاط الإفرازى للخلايا تستعمل بعض المؤثرات التى تحدد وتنظم نشاط هذه الخلايا باسلوب موجد . فمثلا عندما يراد رداسة عملية

الافراز فى خلايا البنكرياس ذات الافراز الداخلى Exocrine فإن الحيوان يتم تصويمه أو تجويعه fasted وذلك للوصول إلى حالة سكون ثم بعد ذلك تثار الخلايا بمادة تسبب إفرازا سريعا للمواد المفرزة مثل مادة البيلوكاربين Pilocarpine وفى هذه الحالة تظهر جميع خلايا الغدة فى صورة موحدة من النشاط .



(شكل ١٣٣)
مراحل تكوين الافرازات فى خلايا غدد درقية

ب - باستعمال طريق التجميد المجفف (الجفوف)
By using the freezing drying method

وتستعمل هذه الطريق ايضا لدراسة دورة الإفراز وذلك لأنها تعمل على إيقاف الأنشطة الخلوية المختلفة وبذلك لا تسمح هذه الطريق بحدوث تغيرات كثيرة فى الخلايا أثناء عملية التثبيت كما أنها تظهر النواتج الذائبة المختلفة حتى لو كانت فى تركيزات مخففة جدا . ففى الغدة الدرقية يظهر بطريقة الجفوف محلول غروى داخل الخلايا لا يمكن مشاهدته بالطرق التقليدية ، كماأنه أمكن تتبع تكوين وإخراج هذا المحلول الغروى من الخلية بهذه الطريقة .

وقد وجد أنه بعد حقن حيوان التجارب بالهرمون المنشط للغدة الدرقية تظهر قطيرات غروية عند القطب العلوى للخلية تفرز تماما فى تجويف حويصلات الغدة الدرقية ويتم خروج هذه المواد بعد ذلك عن طريق تمزق غشاء الجزء العلوى للخلية الذى يواجه تجويف الحويصلات .

٢ - دراسات كيميائية حيوية للدورة الافرازية

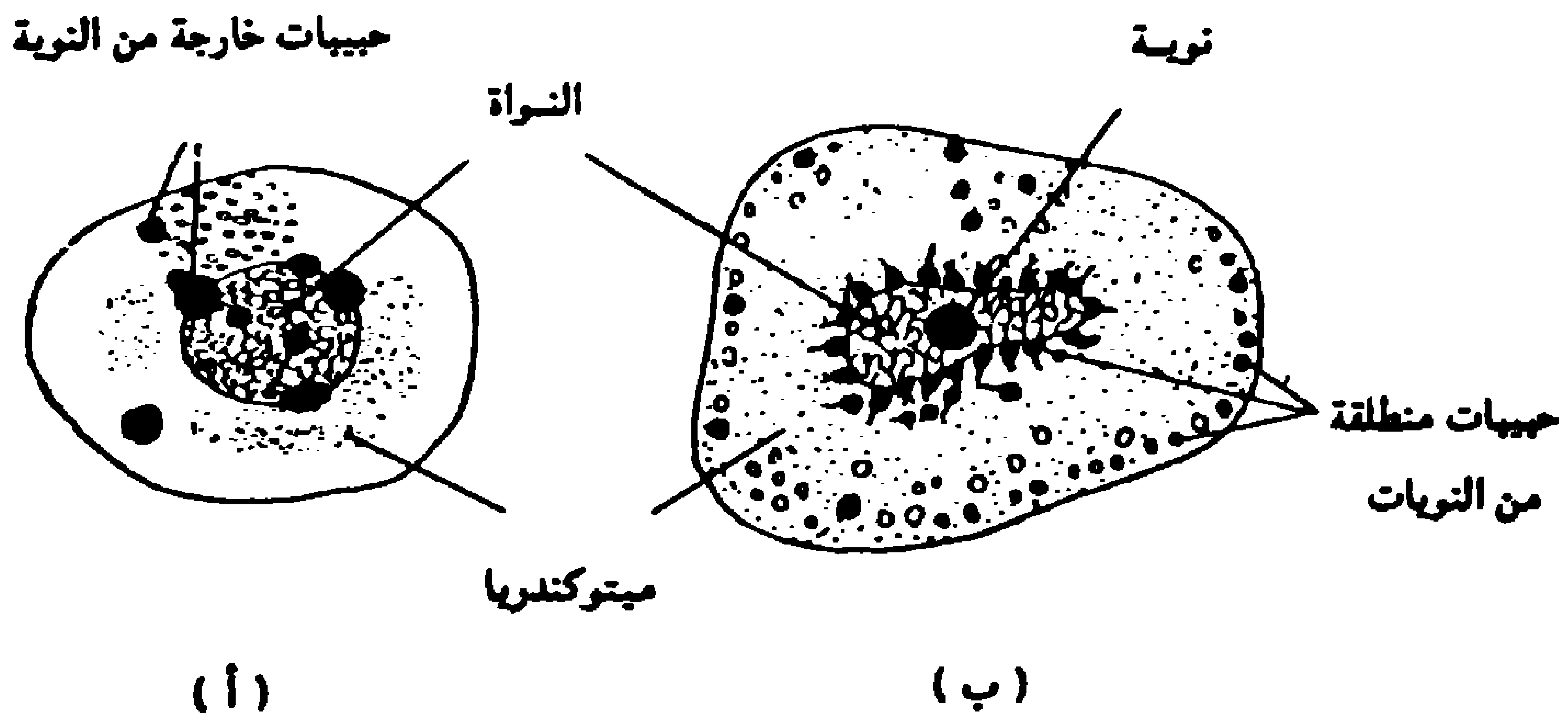
Biochemical studies of secretory cycle

لقد أمكن التوصل إلى نتائج جيدة لعملية الإفراز فى الخلية وذلك بإستعمال طرق القياس الحيوى ودراسة المكونات الكيميائية للخلية بواسطة الميكرسكوب وتمكن الدراسة بواسطة هذه الطرق من حساب عدد حبيبات الإفراز فى الخلايا البنكرياسية بعد حقن الحيوان بمادة البيلوكاربين Pilocarpine والتى تؤثر على الخلايا وتثير إفرازاتها . ولقد امكن رسم منحنيات تبين مقارنة بين معدل تخليق وتكوين حبيبات الإفراز بتركيد الكربوكسى ببتيديز Carboxy peptidase (وهو إنزيم يوجد فى أنسجة البنكرياس نفسه) وقد وجد أن الكربوكسى ببتيديز قد وصل إلى أدنى تركيز بعد ثلاث ساعات من وقت حقن البيلوكاربين وتعود هذه المادة إلى تركيزها الأولى بعد ٩ ساعات ، أما التغير الذى يحدث فى تركيز ثنائى الببتيدات فإنه كان عكس ذلك تماما . وقد وجد أيضا أن معدلات إعادة تكوين وانتاج بعض الانزيمات مثل الأميليز ، البروتييز ، الليبيز ، والكربوكسى ببتيديز تتم بسرعة كبيرة بعد خروج مواد الإفراز من الخلايا . وبعد حوالى ٣٠ دقيقة من التاثير على خلايا البنكرياس بمادة البيلوكاربين تتكون بروتينات مميزة لهذه الإنزيمات تصل الى مستوى ثابت بعد حوالى ٦ ساعات .

٣ - دراسات بالنظائر المشعة Studies with isotopes

تستخدم المواد المشعة لدراسة عملية إفراز الخلية بعد حقن حيوان التجارب بالجليسين المشع glycin-C 14 أو الميثونين المشع Methionine-S 33 فإن إثارة غدة البنكرياس يوضح النشاط الإشعاعى للعصارة البنكرياسية الذى يزداد بسرعة ويصل إلى القمة بين الساعة الثانية والخامسة عقب الحقن وذلك لأن الأحماض الأمينية المشعة تخترق الخلية بسرعة عالية تصل الى ذروتها بعد ١٠ دقائق ، كما وان خروج المواد الإفرازية من الخلية يكون بسرعة عالية جدا . وتدل هذه النتائج على أن عملية الإفراز لها علاقة وطيدة بالنشاطات الإنزيمية اللازمة لتخليق

النيوكليوبروتين (ر ن ب) RNP . وقدوجد أن الأحماض الأمينية المشعة تندمج فى الانسجة الغنية بهذه الحبيبات . وتتحول إلى مواد بروتينية كماهو الحال فى الخلايا البنكرياسية . وفى هذا النوع من الخلايا توجد حبيبات ال (ر ن ب) RNP مرتبطة بغشاء الشبكة الاندوبلازمية . أما حبيبات ال (ر ن ب) RNP التى توجد حرة فى السيتوبلازم فلها قدرة قليلة على تحويل الأحماض الأمينية إلى بروتينات التى تتكون بصورة ابطأ مايحدث فى الحالة الأولى . وتبعا لهذه النتائج فإن تكوين إنزيمات بروتينية داخل الخلايا البنكرياسية يتم اولا على حبيبات ال (ر ن ب) RNP (الريبوسومات) المتحدة بأغشية الشبكة الإندوبلازمية ثم ينتقل البروتين الجديد المتكون إلى صهاريج الشبكة الإندوبلازمية ثم بعد ذلك عن طريق هذه الشبكة إلى جهاز جولجى . وهناك تتكون وتختزن فى صورة حبيبات الإفراز الأولية pro-enzyme وأخيرا تتحرر هذه الحبيبات وتفرز فى تجويف الجيوب البنكرياسية .



(شكل ١٣٤)

(أ) خلية من أمهات المنيات (ب) خلية بيضية توضح خروج الافرازات

مصدر مادة الافراز Origin of secretion material

هناك عدة نظريات افترضها بعض المشتغلين فى هذا المجال لشرح وايضاح أصل تكوين المادة الإفرازية يمكن تلخيصها فيما يلى :

١- نظرية النواة Nuclear theory

هذه النظرية من أقدم النظريات التى تشرح أصل تكوين حبيبات الإفراز ، وتبعا لها فإن النواة هى المسئولة عن تكوين حبيبات الإفراز كما أن بعض الدارسين قد اقترح أن النوية تلعب هى الاخرى دورا فى تكوين حبيبات الافراز . ويذكر هنا أيضا دور النواة والنوية فى تكوين الجزيئات المختلفة للحامض النووى ح-ر ء ن بالجينات الموجودة على الحامض النووى ح - د - ن DNA للكروموســومات وكذلك دور النوية فى تخليق وتكوين الريبوسومات داخل الخلايا الحية .وأيضا عديد من الريبوسومات كمراكز لإنتاج البروتينات المختلفة .

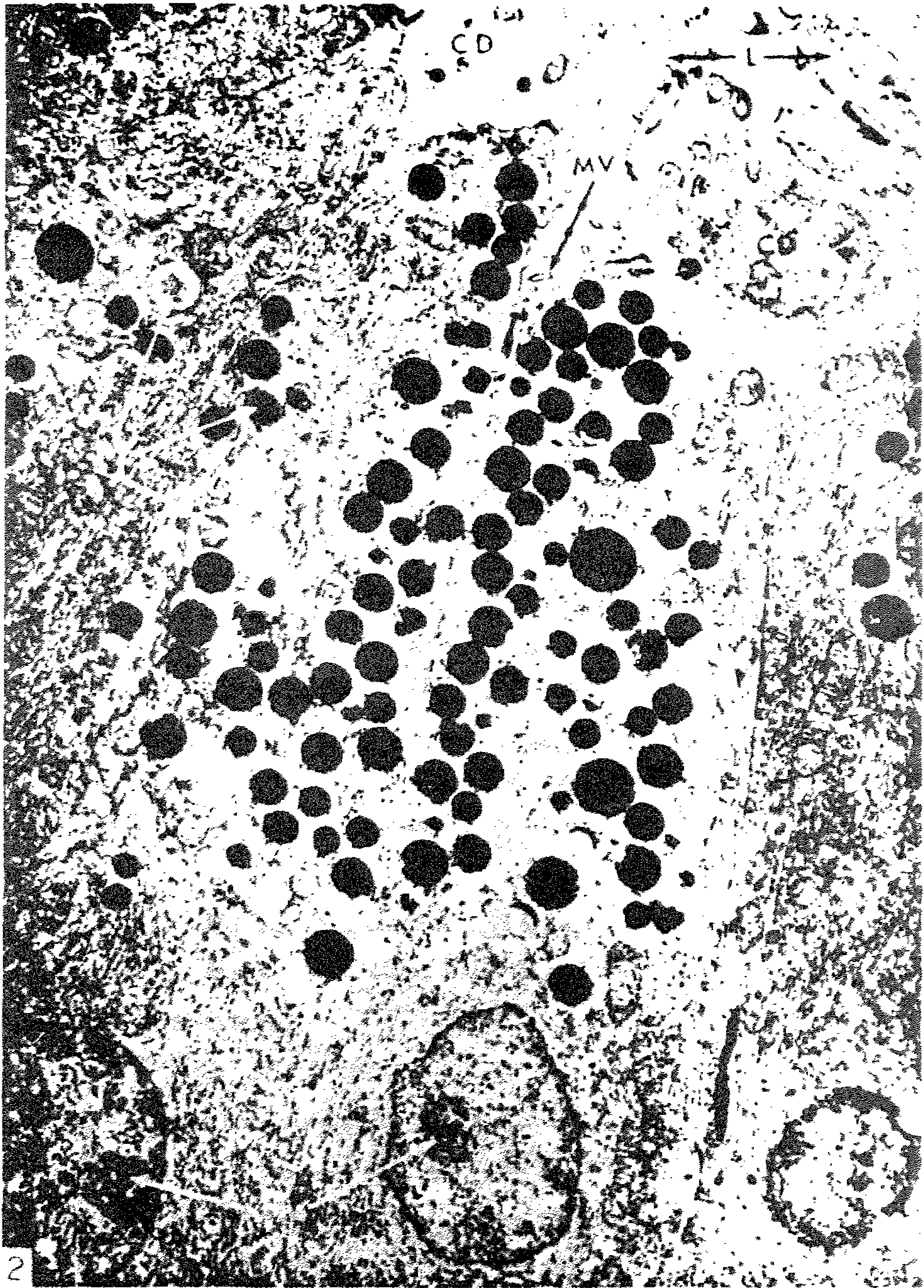
٢ - نظرية جهاز جولجى Golgi apparatus theory

يعتقد العديد من العلماء بان جهاز جولجى يلعب دورا رئيسيا فى النشاط الإفرازى للخلايا وهذا الدور يمكن استنتاجه من الأمثلة الاتية :

أ - وجد أن عناصر جهاز جولجى تتزايد فى العدد وتتضخم أثناء عملية الإفراز فى كثير من الخلايا المفرزة مثل الخلايا الكأسية وخلايا الغدد اللعابية وخلايا البنكرياس ذات الإفراز الخارجى . وتكبد وتنتشر هذه العناصر فى الجزء العلوى للخلايا والذى يمتلئ بحبيبات الإفراز . كما تشاهد تغيرات مماثلة فى خلايا الغدة جارالدرقية وخلايا الكبد والخلايا المفرزة لمادة العاج أثناء النشاط الإفرازى لهذه الخلايا .

ب- تعتبر خلايا غدد الرحم Uterus صورة نموذجية توضح علاقة جهاز جولجى بالنشاط الإفرازى للخلايا . ففى هذه الحالة تشاهد المادة الإفرازية على هيئة كرات دائرية أو بيضاوية ترابط شديد مع جهاز جولجى .

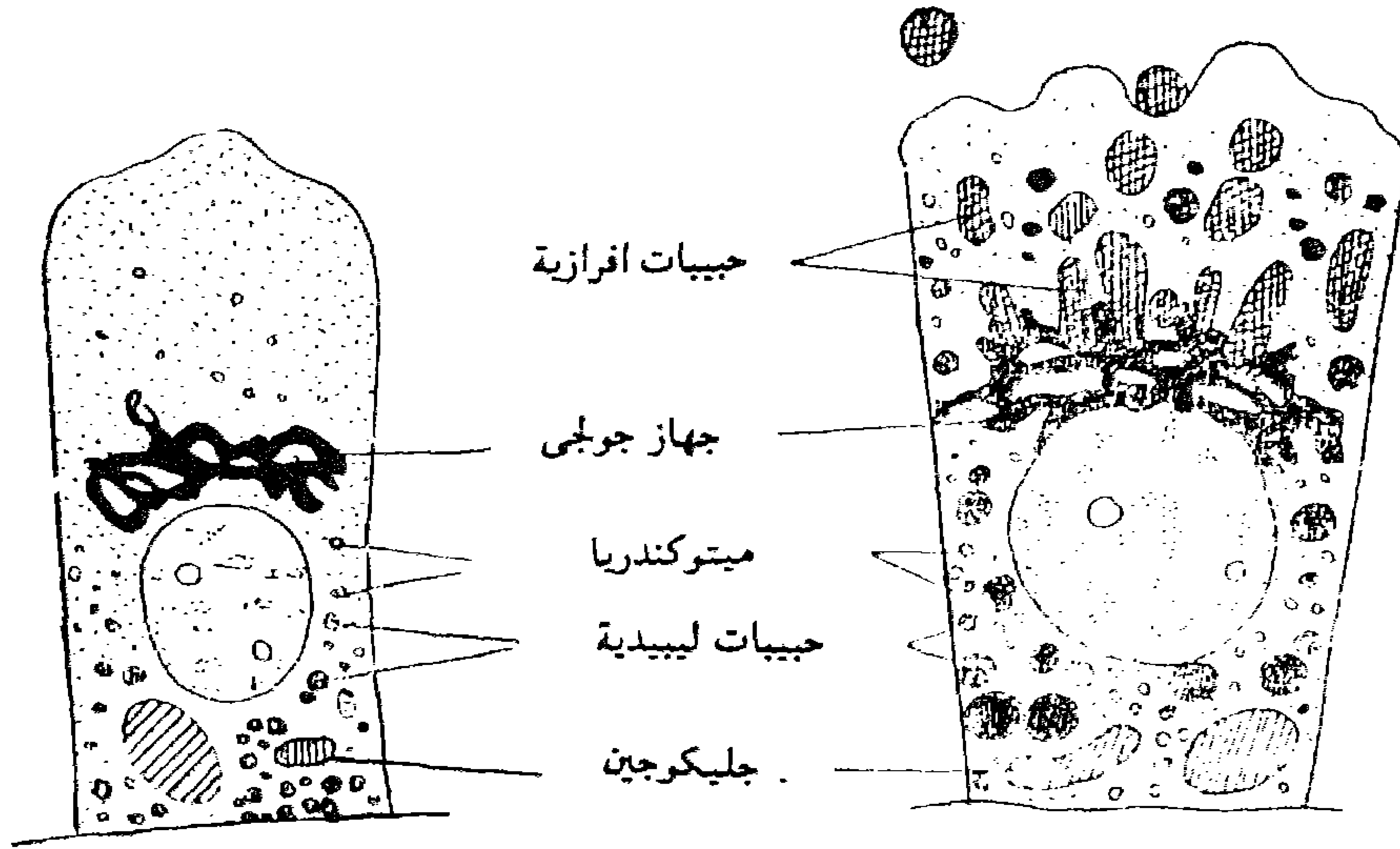
جـ - فى حالة إستعمال حيوانات ثديية صائمة أو جائعة يشاهد جهاز جولجى فى الخلايا الطلائية المفرزة والخلايا البيسينية على هيئة شبكة كثيفة قريبة فى أعلى النواة . ولكن بعد تغذية الحيوانات الصائمة هذه يلاحظ إنتشار عناصر جهاز جولجى وتظهر شبكة أكثر اتساعا . كما تظهر فى نفس الوقت بعض الحبيبات فى منطقة جهاز جولجى ، وتتزايد هذه الحبيبات إلى أن تحتل معظم القطب الإفرازى للخلية وأخيرا تقذف أو تطرد هذه الحبيبات خارج الخلية .



(شكل :١٣) صورة بالميكروسكوب الالكترونى لتوضيح مراحل تكوين حبيبات الزيموجين فى خلية بنكرياسية

د - تشاهد حبيبات حامض الإسكوربيك فى منطقة جهاز جولجى مما يدل على أن هذا الجهاز يلعب دورا فى تكوين حامض الاسكوربيك بالخلية .

هـ - وفى الخلايا العصبية للرخويات وجـــد أن الحبيبـــات الدهنيـــة المعروفة بإسم (الليبوفوسين) Lipofuscin تفرز كنتيجة لنشاط جهاز جولجى حيث تكون هذه الحبيبات اولا ملاصقة لدكيتوسومات جولجى ثم بعد ذلك تنتشر وتتحرك فى سيتوبلازم الخلية .



(شكل ١٣٦)
الدورة الإفرازية فى خلية من بطانة الرحم

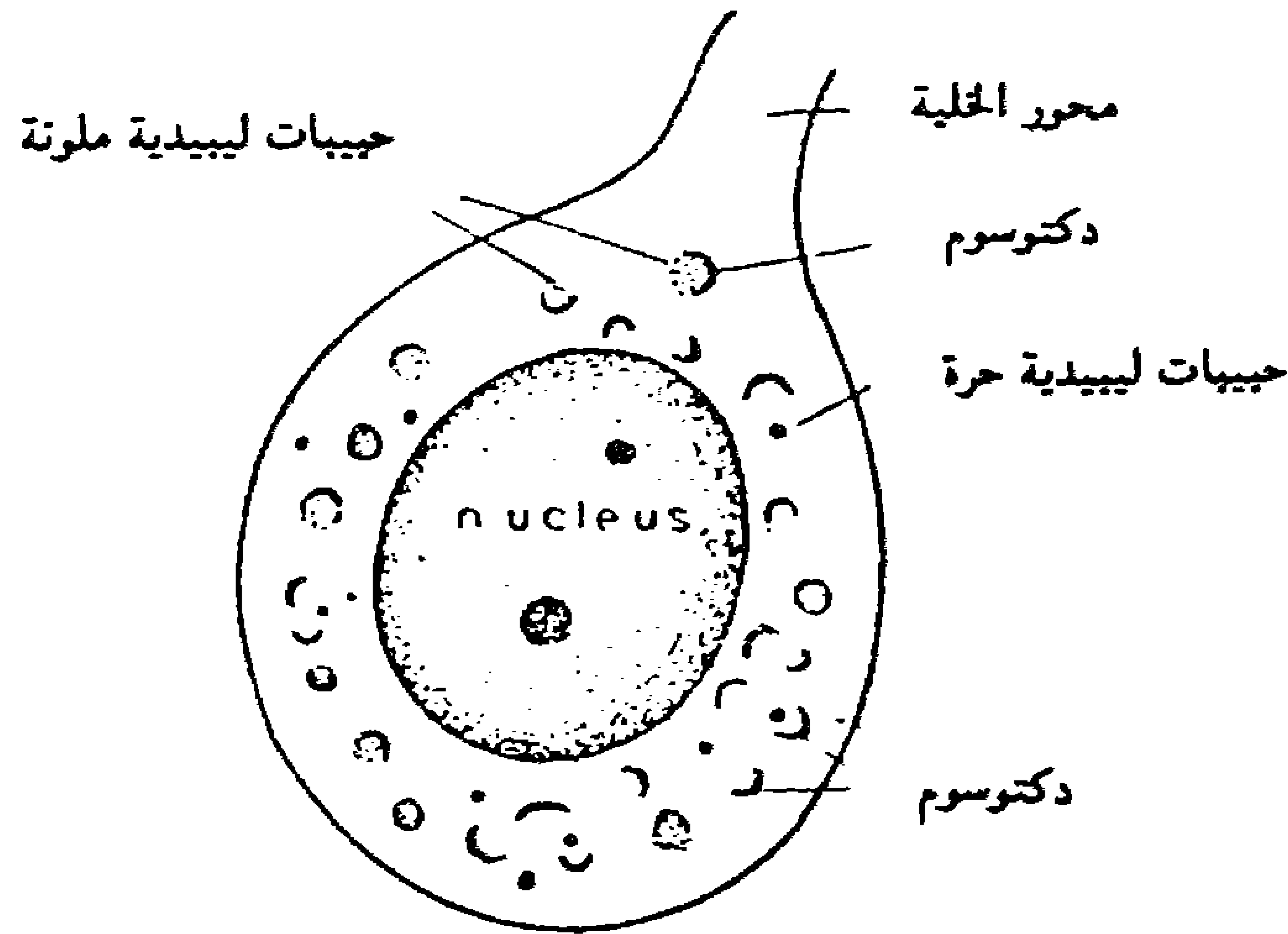
أهمية حبيبات الإفراز Significance of tne secretion granules

من الحقائق الإكيدة الآن أن الحبيبات التى تشاهد فى معظم خلايا الغدد تمثل نواتج عملية الإفراز . ويعتقد أن الحبيبات التى تشاهد فى خلايا البنكرياس ذات الإفراز الخارجى تحتوى على العديد من الإنزيمات فى صورة إنزيمات أولية pro-enzymes توجد فى العصارة البنكرياسية . كما تحتوى حبيبات الخلايا الببسينية فى المعدة على انزيم الببسين . وقد ثبت ان بعض نواتج عملية الإفراز توجد داخل الخلايا على صورة حبيبات أو قطيرات ؛ فمثلا يعد Pilocarpine وجدت علاقة تربط محتوى الحبيبات الإفرازية فى الخلايا البنكرياسية وإنزيم

الكاربوكسي ببتيديز Carboxypeptidase وتدل هذه النتيجة على وجود هذا الإنزيم فى حبيبات الإفراز .

وهناك دراسات مجهرية كثيرة توضح العلاقة بين التركيب الدقيق للسيتوبلازم ونواتج الافراز . كما أن إستعمال الطرق السيتوكيميائية مع فحص النسيج بالميكرسكوب الاليكترونى يبين الكثير عن العلاقة بين التركيب البنائى والوظيفة لعضيات الخلية المختلفة . كما انه يعتقد أن الريبوسومات تلعب دورا أساسيا فى عملية تكوين البروتينات داخل الخلايا وأن جهاز جولجى هو المكان الذى تتضح فيه نواتج الإفراز .

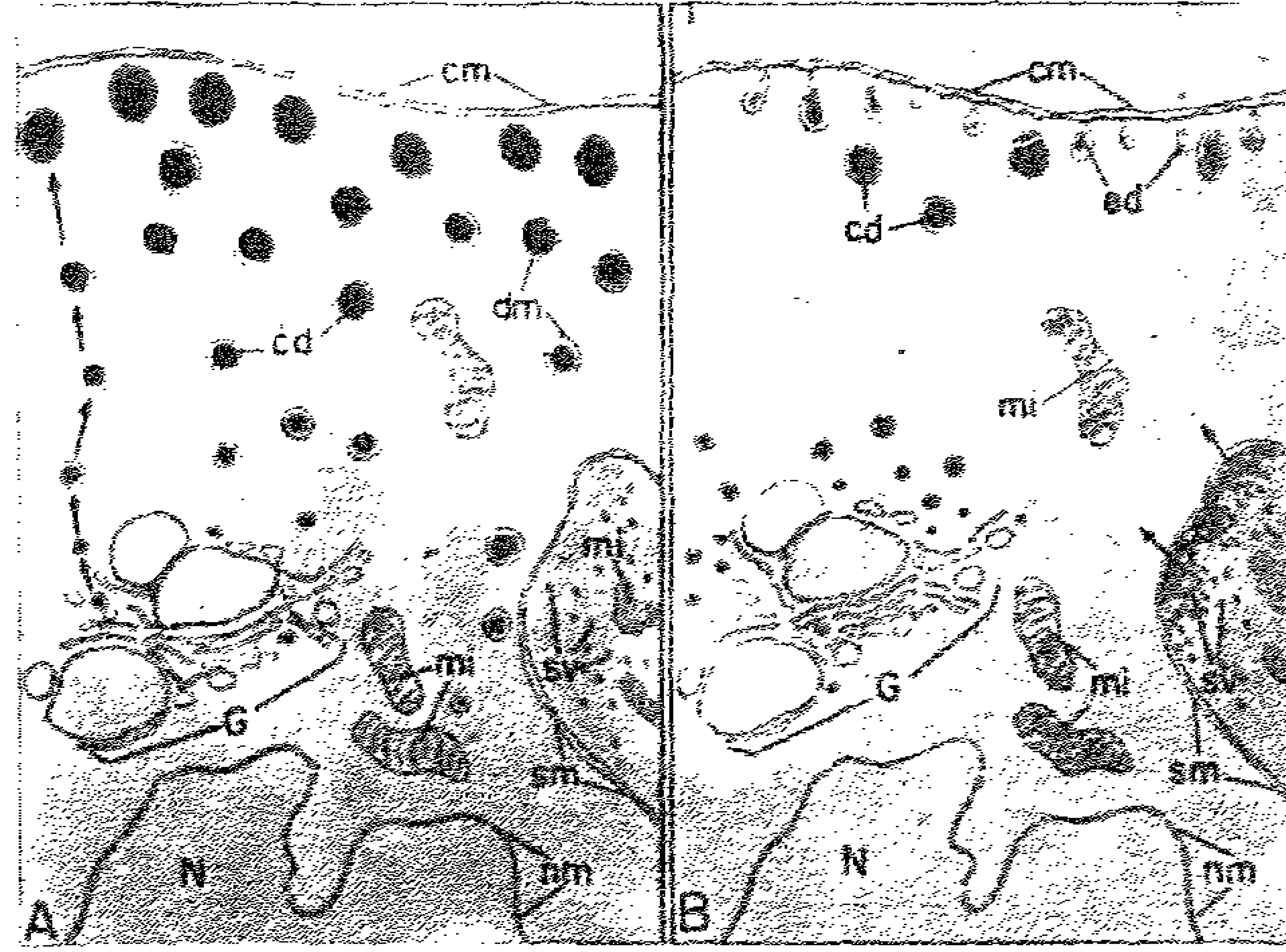
ولقد قام العالم بالى فى عام ١٩٥٨(Palay, 1958) بالعديد من الدراسات على الغدد مستخدما الميكرسكوب الاليكترونى وكانت معظم دراساته على خلايا غدة الكظر التى تقوم بإنتاج الكاتيكول أمين Catecholamine ، والأدرنيالين والنردادرينالين وتتميز مادة الكاتيكول امين بخاصية إختزال رابع اكسيد الأوزميوم ، وبذلك يمكن الكشف عنها فى النسيج حتى عندوجودها بكميات قليلة . وتظهر فى هذه الحالة قطيرات إفرازية صغيرة فى السيتوبلازم بجانب غشاء النواة كما تظهر حويصلات صغيرة من جهاز جولجى مليئة بمادةكثيفة من



(شكل ١٣٧)

صورة توضح الدور الذى يقوم به جهاز جولجى (الديكتوسومات) فى تكوين القطرات الدهنية الملونة .

الكاتيكول امين وتتزايد هذه الحويصلات في الغدد وتكبر في الحجم ثم تهاجر إلى الحواف الداخلية لغشاء الخلية . والمداد العصبي لغدة الكهظر المستعملة فى هذه الدراسة عبارة عن نهايات عصبية من العصب الحشوى ، وتحتوى هذه النهايات العصبية على حويصلات التشابك العصبي Synaptic vesicles وتستجيب النهايات العصبية للمؤثرات فإفراز مادة الاسيتيل كولين التى تعمل على تنشيط إفراز الكاتيكول أمين . ويؤدى التأثير الكهربائى على العصب الحشوى الى إفرازات عالية من الكاتيكول امين ، وزيادةنشاط نهايات الاعصاب . ويستدل على ذلك من زيادة عدد حويصلات التشابك العصبي ، وزيادة كمية الأستيل كولين المفرزة .



(الشكل ١٣٨)
الدورة الإفرازية فى خلايا كرومافينية فى الغدة الكظرية
(أ) خلية ساكنة
(ب) خلية مفرزة

ويتم إخراج نواتج الإفراز من الخلايا عن طريق إتحاد قطيرات الإفراز مع الغشاء الخارجى للخلية . وفى هذه الحالة يزداد حجم القطيرات ويتحد غشاؤها مع غشاء الخلية ثم تقذف بما فى داخلها من مادة داكنة كثيفة إلى خارج الخلية ، وتتكون بعد ذلك تلقائيا قطيرات إفرازية جديدة فى جهاز جولجى . وبهذه الطريقة تتكون مادة الأستيل كولين ، الإدرينالين والنورادرينالين فى الخلية . وتفرز هذه المواد استجابة للمؤثرات المختلفة من خلالا الغشاء الخارجى للخلية . وقد وجد أن افراز الكاتيكول أمين يتم فى وجود أيونات الكالسيوم .

الفصل الرابع والعشرون :

شيخوخة وموت الخلايا Senility and death of cells

تمر الخلايا عادة بمراحل مختلفة من التميز تصل خلالها إلى مرحلة تتكيف على أداء الوظائف الخاصة بها . ويتبع مرحلة التميز هذه مرحلة الشيخوخة والتى تنتهى بموت الخلايا . وفى الأفراد البالغين تظل خلايا معينة بدون تمييز وتحتفظ بقدرتها على التكاثر ولكن معظم انسجة الجسم تمر بمرحلة التمييز التى تليها تغيرات الشيخوخة . وفى هذه الحالة تتبع الانسجة واحدا من الطرز الآتية :

١ - خلايا متغيرة Labile cells

فترة حياة هذه الخلايا قصيرة وتظهر الشيخوخة مباشرة بعد بلوغها مرحلة متقدمة من التمييز الخلوى ، فخلايا الدم الحمراء مثلا والخلايا البيضاء المحببة تتكسر وتتحطم بإستمرار ويحل محلها خلايا جديدة ناتجة من انقسام وتكاثر خلايا نخاع العظام غير المميزة . وإضافة إلى ذلك هناك تجدد مستمر للخلايا الطلائية فى طبقة البشرة وقرنية العين وبعض الغدد والأغشية المخاطية . ويعتمد عمر هذه الخلايا على الكثير من العوامل بعضها ميكانيكى والآخر كيميائى .

٢ - خلايا مستقرة Stable cells

تحافظ هذه الخلايا على قدرتها على التضاعف أى الإزدياد فى العدد حتى نهاية عمر الفرد . ومن أمثلة ذلك الخلايا البرانشيمية للكبد والبنكرياس والغدد اللعابية والكلية والغدة الدرقية والعدة جارالدرقيبة والعضلات الملساء .

٣ - خلايا معمرة Perenniol cells

تمر هذه الخلايا بمرحلة تمييز مبكرة أثناء التكوين الجنينى ، يقل ويتوقف اثناءها تضاعف وازدياد عدد هذه الخلايا . وعند الوصول الى هذه الحالة يلاحظ أن عدد الخلايا المتميزة لا يزداد فى الحجم . ومثال هذا النوع من الخلايا الياف العضلات المخططة والخلايا العصبية التى تظهر تغيرات الشيخوخة مع النمو ولكنها تبقى إلى أن يموت الحيوان .

٤ - خلايا جنينية Embroyonic cells

يوجد هذا النوع من الخلايا فى الأطوار الأولية للجنين قبل تكوين طبقاته الجرثومية الثلاث وقد وجدت هذه الخلايا فى كتلة الخلايا الداخلية لبلاستولة الفأر والجرذ . وهذه الخلايا سرعان ما تتكون ثم بعد عدة ساعات من تكوينها تظهر تغيرات الشيخوخة فى السيتوبلازم والنواة ثم تموت وتبلع بواسطة زميلاتها المجاورة لها .

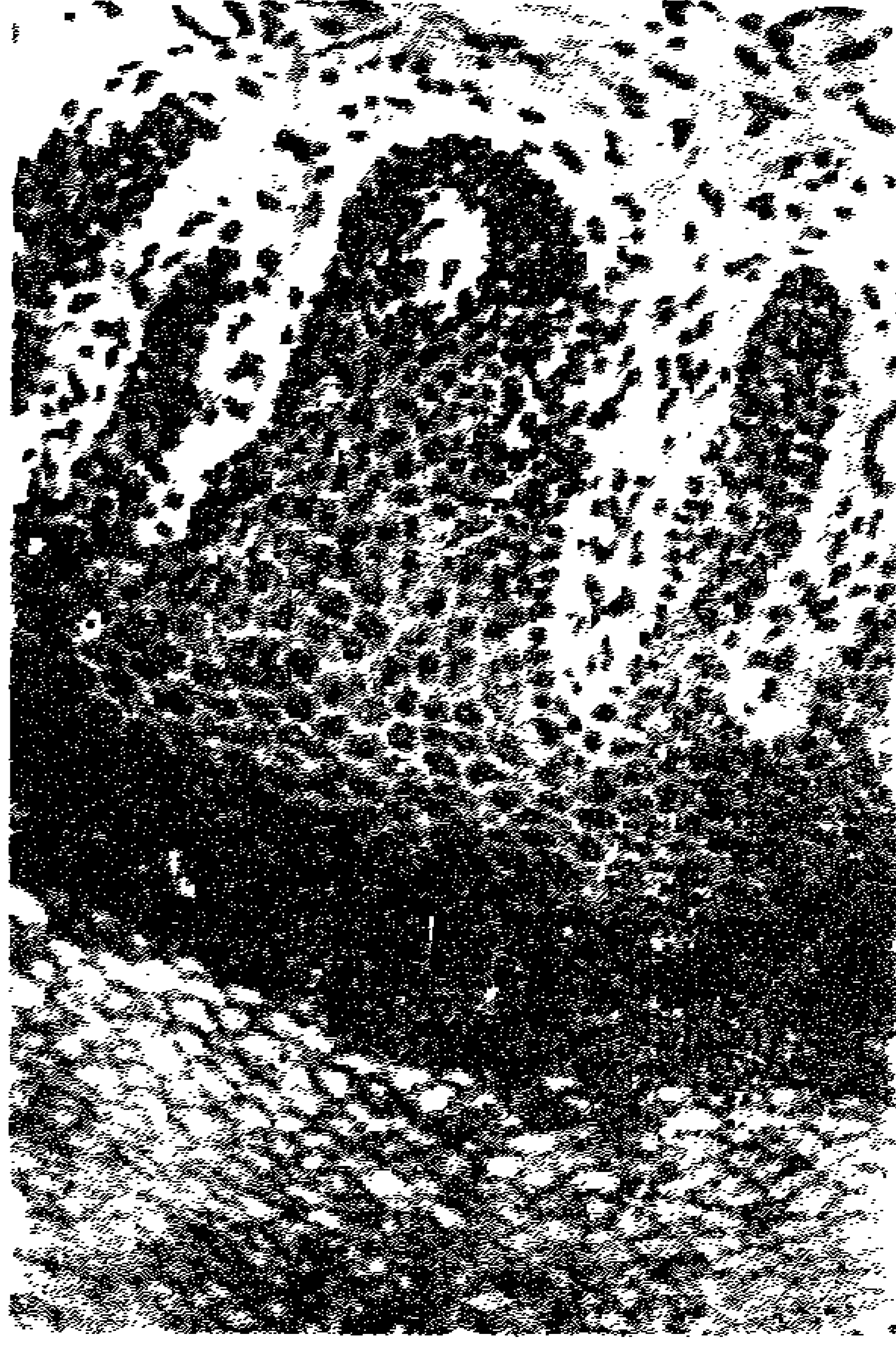
ولقد تمكن بعض العلماء (Lebland and walker, 1956) عن طريق استعمال النظائر المشعة من دراسة عملية تجديد الخلايا وقياس سرعة التجديد وحساب عمر الخلايا (وتعتمد هذه الطريقة أساسا على تكوين الحامض النووى الريبوزى الذى يسبق إنقسام الخلايا) .

تغيرات الشيخوخة Senility changes

- تغيرات خلوية اثناء الشيخوخة Cellular changes during senility
يصاحب شيخوخة الخلايا عادة بعض التغيرات السيتولوجية والسيتوكيميائية . والتغير الواضح هو تجمع صبغيات الإنهاك أو الإجهاد والتى تعرف أحيانا بصبغيات " البلى والتمزق Wear and tear pigments والتى توجد عادة فى الخلايا العصبيبة وبدرجة أقل فى خلايا الكبد والكلية والخصية والمبيض والغدة الدرقية . ويعتقد كابلمان ١٩٥١ أن صبغيات الشيخوخة تنتج من أكسدة الدهون غير المشبعة . ولكن هذا الرأى لم ينل القبول من موسى والبنهاوى ١٩٥٣ ، ١٩٥٥ . اللذان أظهرا أن حبيبات الشيخوخة تتكون فى جهاز جولجى ثم تفرز حره فى سيتوبلازم الخلية ، وبعد ذلك تهاجر إلى محور الخليية العصبية حيث تكون كتلة داكنة فى الخلايا المسنة .

وقد توصل مورى وستاوت ١٩٤٧ (Murray & Stout'; 1947) إلى نتائج مشابهة لذلك فى الخلايا العصبية السمبتاوية واعتبر هذا على أنه علامة على قرب موت هذه الخلايا . وهذه الحبيبات الصبغية لا تذوب فى مذيبات الدهون ولكنها تصبغ بصبغة السودان الأسود Sudan black الخاصة بالمواد الدهنية . ويؤخذ وجود الحبيبات الصبغية هذه كعلامة من علامات شيخوخة الخلايا العصبية والرأى السائد أن تجمع الصبغيات فى الخلايا المسنة يرجع إلى الصعوبة المتصاعدة للتخلص من التنواتج قليلة الذوبان .

ويعتبر هذا علامة هامة من علامات شيخوخة الخلايا . ولقد شوهدت تغييرات أخرى فى هذا الصدد منها تجمع قطيرات دهنية فى السيتوبلازم ونقص وتفتت أجسام نسل ، وحدوث نقص واضح فى أحجام الخلايا .



(شكل ١٣٩)

قطاع رأسى فى جلد إنسان

أ - (أ) المنطقة الانباتية (الجرثومية) ب - (ب) منطقة التمييز

جـ - المنطقة المحببة د - منطقة موت الخلايا هـ - منطقة التحول الى كيراتينين

وقد قام عدد كبير من العلماء بدراسة تغيرات الشيخوخة خارج جسم الحيوان فى مزارع الأنسجة . وقدوجد أن الخلايا التى تنمو فى مزارع الاأنسجة تمر بمراحل عديدة تشبه مثيلاتها التى تنمو داخل الجسم ولكنها تحدث بمعدلات اسرع . وتشمل هذه المراحل زيادة فى كتلة الخلايا والتمييز والشيخوخة ثم الموت والتحلل ويصحب هذه المراحل عادة ظهور تجويفات وقطيرات دهنية فى السيتوبلازم قبل تحلل وتلاشى الخلايا .

وأثناء الشيخوخة تنكمش نواة الخلية وتزداد قابليتها للأصباغ ، ثم تتحلل المادة الكروماتينية Chromatolysis ويختفى التركيب البنائى المعروف للنواة . ويتبع ذلك موت

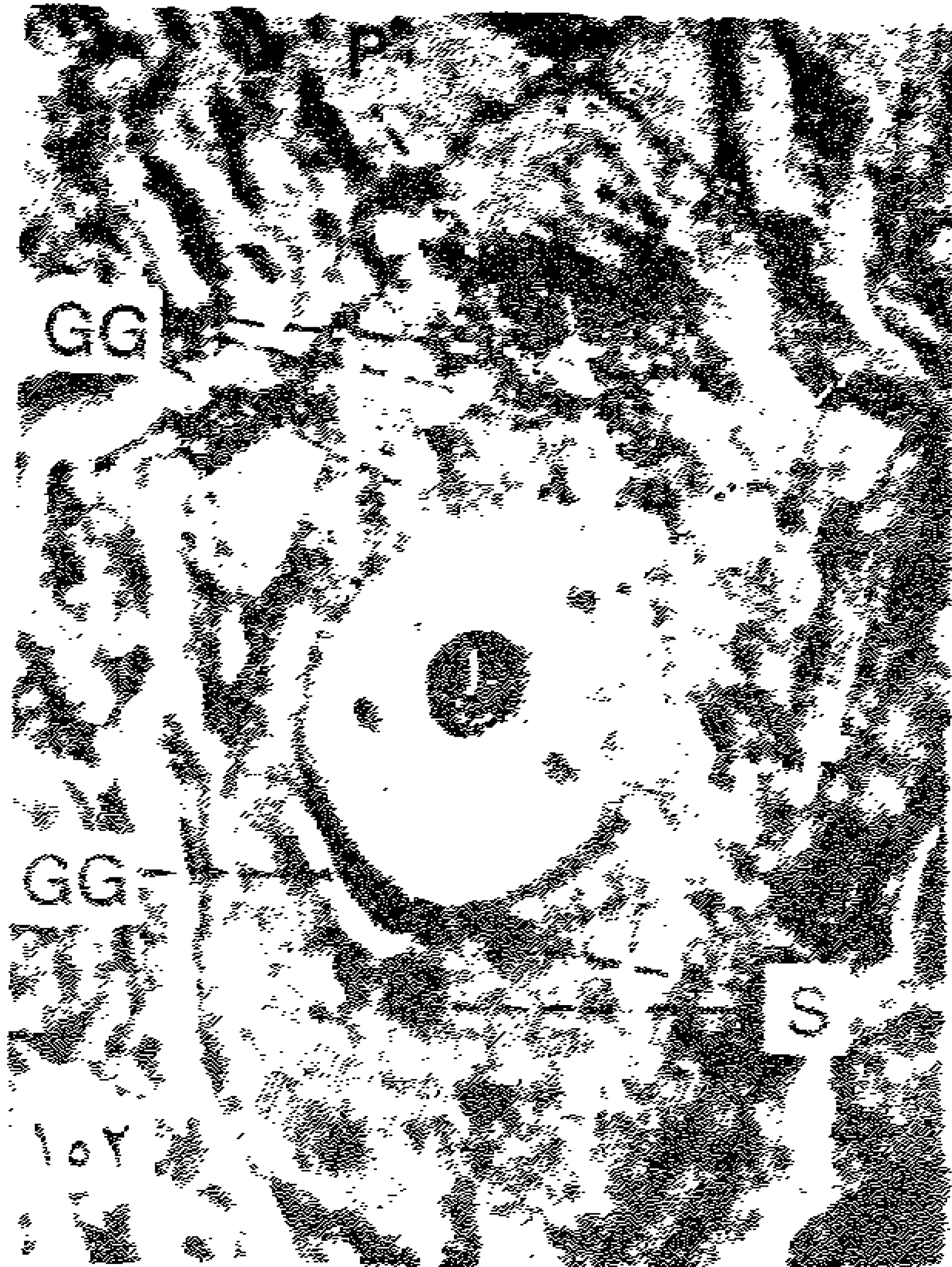
الخلية . وفى الخلايا العصبية يصحب الشيخوخة تقلص الحدود الخارجية للخلية وفقدان شفافية العصير النووى ونقص كبير فى مادة نسل ويحتوى حامض الأسكوربيك فى الخلية وتفتت جهاز جولجى وتكوين حبيبات أو صبغيات الشيخوخة . كما لوحظ تفسخ الليفات العصبية . وبالإضافة إلى ذلك فإن الجليكوجين فى خلايا العقد العصبية للحبل الشوكى يحل محل الميوكوبروتين Mucoprotein وفى حالة الشيخوخة يبدو التليف أيضا كظاهرة شائعة كما هو الحال فى الغدة الدرقية . وفى حالة الكبد تظهر أنوية عملاقة بالخلايا giant nuclei ، كما تشاهد محتويات غير مميزة داخل النواة نفسها .

ويصاحب هذه التغيرات الخلوية بعض التغيرات فى جسم الحيوان كله والتى لا يمكن فصلها عن التغيرات الخلوية . فتحدث زيادة فى محتوى الكالسيوم فى الدم وكثير من الأنسجة بما فيها العظام وقد وجد الباحثون زيادة محتوى الكالسيوم فى سيتوبلازم الخلايا البنائية ، وبويضات قنفد البحر وبعض الأنسجة الأخرى . وهذه التغيرات قد ترجع إلى النقص فى نفاذيية الخلية . وبالرغم من ذلك فقد وجد أن نقص الكالسيوم يطيل من العمر وبناء على ذلك فقد اقترح بأن الكالسيوم يرتبط بالريبونيكلوبروتين Ribonucleoprotein على سطح الخلية . ولقد وجد أيضا أن عملية الشيخوخة يصحبها نقص فى الماغنسيوم وزيادة فى الحديد والبوتاسيوم . أما بالنسبة للمواد العضوية فى الخلية فقد وجدت زيادة فى الكولسترول والبروتينات غير الذائبة . ونقصا فى كل من إنزيمات الفوسفاتيز الحامضى والفوسفاتيز القاعدى والاستيز مع تقدم العمر ، كما لوحظ أيضا نقص فى معامل تنفس الانسجة وتثبيط تخليق البروتينات فى الأنسجة .

أسباب الشيخوخة Causes of senility

طرح العلماء العديد من الآراء لشرح اسباب شيخوخة الخلايا والتى يمكن تلخيصها فيما يلى :

١ - يرجع أحد الآراء سبب الشيخوخة إلى حدوث تغيرات فى الحالة الغروية للبروتوبلازم فيحدث نقص فى درجة الإنتشار مع فقدان الماء والشحنات الكهربية . وفى نفس الوقت تزداد المواد البروتينية المقاومة للإنزيمات لنقص المحتوى المائى . وتقارن الطبقة الطلائية المصفقة للجلد يمثل هذه الحالة من الشيخوخة .



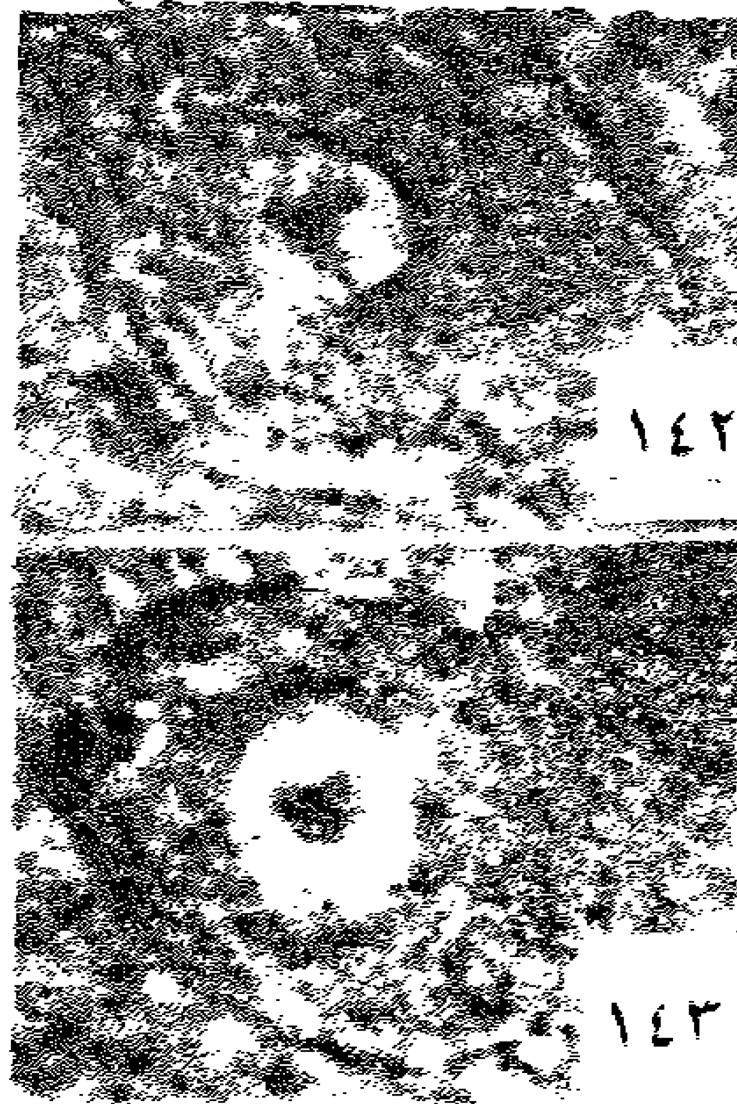
(شكل ١٤٠)

خلية عصبية فى حيوان مسن (شيخوخة مبكرة) بميكروسكوب التضاد (التباين)

GG = صورة سلبية لجهاز جولجى ، P = حبيبات الشيخوخة مكدسة فى محور الخلية العصبية

S قطرات دهنية







(شكل ١٤١) تناقص أجسام نسل فى خلايا عصبية مسنة .

(شكل ١٤٢- ١٤٣) اختفاء واضح لحبيبات حامض الاسكوروبيك فى الخلايا العصبية فى مراحل الشيخوخة .

(شكل ١٤٤) تهدم الليفات العصبية فى خلية فى الحبل الشوكى فى مرحلة الشيخوخة

٢ - قد يرجع سبب الشيخوخة إلى تجمع بقايا المواد المتحللة وتكدس الفرويات فى السيتوبلازم وكذا نقص نفاذية الخليه بما يؤدى إلى إضطراب عملية الايض فى الخلية .

٣ - كما يرى بعض العلماء أن الوسط الذى تيعيش فيه الخلايا له أهمية كبير فى ذلك المجال ؛ فالتغييرات التى تحدث فى تكوين هذا الوسط قد تؤثر على النمو وتؤدى إلى الشيخوخة . ويعتقد العالم كودرى Codry أن الشيخوخة تحدث نتيجة لتغيرات فى الوسط الداخلى الذى تيعيش فيه الخلايا حيث تحدث العمليات المنظمة التى تحافظ على تماثل الدم والتى تتغير بتقدم السن كما تتغير أيضا سوائل أنسجة الجسم المختلفة .

٤ - ويعتقد بعض العلماء بان التنظيم الهرمونى لأنسجة الجسم يلعب بورا كبيرا فى شيخومة الخلايا . وتبعا لهذا المفهوم فإن الشيخوخة ترجع إلى حدوث نقص فى تخليق وتكوين هرمونات التحكم كهرمونات الغدة النخامية (مثل هرمون النمو) وهرمونات االخصيات والمبايض . ويرجع ذلك إلى أن تكوين ووظيفة العديد من الفيتامينات والهرمونات ومساعدات الإنزيم تعتمد أساسا على هرمونات التحكم هذه .

٥ - أعزيت شيخوخة الخلايا التى شوهدت فى بعض الأنسجة إلى بعض العوامل الخارجية مثل تجمع نواتج الأيض ونقص الغذاء . كما يعتقد بعض العلماء بأن الوسط الداخلى يحتوى على بعض العوامل التى تؤثر على حياة الخلايا بمزارع الأنسجة .

٦ - يرى بعض العلماء الدارسين لظاهرة الشيخوخة أنها ترجع إلى عدة عوامل داخل الخلية نفسها . وهذا يعنى أن بعض الخلايا لا تعمل فقط على تمييز شكلها ووظيفتها ولكنها تحمل أيضا بداخلها ما يعمل على تحديد فترة حياتها .

ويستنتج مما سبق بأن سبب شيخوخة الخلايا هو عدة عوامل ربما تكون داخلية أو خارجية ولهذه العوامل القدرة على تحديد عمر الخلية .

موت الخلايا Death of cells

تؤدى شيخوخة الخلايا عادة إلى هدم عملية الحياة Catabiosis وبالتالى إلى موت الخلايا . وهناك الكثير ما زال غير معروف عن التغيرات الوظيفية الخلوية التى تحدث موت

الخلايا وتعرف عملية موت الخلايا هذه على أنها توقف لا رجعة فيه للظواهر الحيوية . وفى بعض الحالات يتم موت الخلايا بسرعة بواسطة عدة عوامل تعمل على التجلط الفورى للبروتوبلازم كما هو الحال عند تثبيت نسيج أو عند موت الخلايا بارتفاع درجة الحرارة وخلاف ذلك يتم أيضا الأنشطة الخلوية تدريجيا وقد تتعرض الخلية لتلف غير قابل للاصلاح ولكن قد تستمر بعض وظائفها لفترة معينة . وعند طحن نسيج معين فإنه يلاحظ استمرار بعض مظاهر الأيض كاستهلاك الأكسجين والتخمر وتحليل الجليكوجين لبعض الوقت ولكن العمليات تتحدد بسرعة مع الوقت إلى أن تختفى كلية .

ومن مظاهر موت الخلايا فقدان التكاثر والنمو والحركة . كما يلاحظ زيادة الحموضة فى الخلايا المثبتة مما يدل على حدوث علميات أكسدة واختزال ممعينة ويكون امتصاص الخلايا للاشعة البنفسجية أقوى من الخلايا الميتة ويلاحظ أن الصبغات الحيوية مثل الأحمر المتعادل وازرق الميثلين والبانس الأخضر تنتشر فى سيتوبلازم وأنوية الخلايا الميتة وفى مزارع الأنسجة . ونلاحظ التغيرات الاتية كمظاهر لموت الخلايا : انكماش الاقدام الكاذبة وتكور الخلايا ، وذوبان واختفاء الميتوكوندريا وانتشار الصبغـــات الحيوانية فى الســـيتوبلازم والنواة وتجلط وانكماش النواة .

تغيرات بعد الموت Poat-mortem changes

يجب أن يكون معلوما أن الموت السريع للخلايا الذى ينتج من تأثير بعض العوامل مثل المثبتات التى توقف انشطة الإنزيمات أيضا لا تحدث تغيرات ما بعد الموت والتغيرات التى تحدث أثناء عملية الموت البطئ المتدرج للخلايا توصف بأنها " انتهاء الحياة " .

ولا تعتبر تغيرات " ما بعد الموت " وبعض تغيرات الموت البطئ ثابتة فى الانواع المختلفة من الخلايا ، ولكن كقاعدة عامة فإنها تشمل نقصا فى لزوجة الخلية وزيادة فى سيولة السيتوبلازم . وفى بعض الأحيان تزداد اللزوجة ولكن يتجلط السيتوبلازم . وفى الحالة الاولى يكون موت الخلايا نتيجة سيولة السيتوبلازم . أما فى الحالة الثانية فيكون نتيجة لتجلط وتماسك السيتوبلازم .

وعادة ما يسبق موت الخلايا فترة تتميز بحدوث تغيرات فى الأيض المنتظم وتغييرات

اضمحلالية مختلفة : فتظهر الحبيبات البروتينية فى السيتوبلازم والتى تعرف باسم " الانتفاخات المعتمة " cloudy swelling يسبق هذا تجمع الاحماض وأنخفاض الأس الايدروجينى للسيتوبلازم ويتبع هذه الظاهرة عادة إمتصاص شديد للماء . وفى النهاية يحدث تحلل وذوبان للخلية وتتعرض الميتوكوندريا للتفتيت ثم إنفاخ هذه الحبيبات .

وتظهر فى النواة أيضا تغيرات " ما بعد الموت " ولكن عموما فأن التركيب البنائى للنواة وقابليتها للإصباغ تقاوم التحلل الذاتى لمدة طويلة ، وفى كثير من الأحيان تتزايد قابلية النواة للاصباغ وعادة ما يصحب تحلل النواة انكماش المادة الكروماتينية واختفاء تفاصيل التركيب البنيانى لها . وتوضح دراسة الخلية بطرق القياسات الضوئية cytophotometric أن الزيادة فى قاعدية النواة " القلوية " لا تتناسب مع المادة الممتصة ولكن يرجع إلى النقص فى حجم النواة . ويلاحظ فى الخلايا الميتة نقص المحتوى البروتينى وفقدان تدريجي لحمض ح . د . ن (D.N.A) ، وهذا يدل على أن عملية تحلل البروتينات فى الخلية تتم أولا ثم بعد ذلك تبدأ انزيمات النواة نشاطها وتقوم بتحليل جزيئات الحامض النووى . كما تفقد النواة قدرتها على الأصباغ ويصحب ذلك أو لا يصحبه تفتت للنواة .

وترجع تغيرات بعد الموت فى الخلية لنشاط الإنزيمات داخل الخلية نفسها والتى تبدأ عملها بعد موت الخلية . وتعمل هذه الإنزيمات الميتة على تحلل الجزيئات الكبيرة وخصوصا جزيئات المواد البروتينية . وفى نفس الوقت فإن النقص فى الأكسجين يساعد على التخمر اللاهوائى وانتاج عدد من الأحماض وخاصة حامض اللاكتيك Lactic acid . ويزيد تجمع الجزيئات الصغيرة والأيونات الناتجة من عملية التحليل هذه من امتصاص الماء مما يؤدى الى انتفاخ الخلية ولقد وجد أن التجلط الغير عكسى " اللاعكسى " للبروتوبلازم يعتبر أحد مظاهر " مابعد الموت " التى كثيرا ما يتبعها هضم وانتفاخ وسيولة الخلية .

REFERENCES

- Afzelius, B., 1959 : J. Biophys. Biochem. Cytol., 5, p. 269.
- Allen, R.D., 1968 : Cell Biol., 37, p. 825.
- Ambrose, E.J. and Dorothy. M.E., 1981 : Cell Biology. Nelson and Sons., Ltd., London.
- Aykroyd, O.E. and Gatenby, J.B., 1941 : Quart. J. Micr. Sci., 82, p. 541 .
- Baker, J.R., 1944 : Ibid., 85, p. 1.
- --------------- 1949 : Ibid., 90, p. 293.
- --------------- 1963 : J. Roy. Micr, Soc., 82, p. 145.
- Balbiani, E.G., 1881 : Zool. Anz., 4, p. 637.
- Banhawy, M.A., 1964 : Proc. Zool. Soc. (ARE), 2, p.1.
- -------------------- 1974 : Proc. Symp., Beirut, Lebanon, march. p. 113.
- -------------------- 1981 : Egyp. J. Physiol. Sci. BCA : 67-72.
- -------------------- 1986 : The XI th Int. Conf. Electron Microscopy, Japan.
- Banhawy, M. A. and Al-Husaini, A., 1985, J. Arid Envir (London), 81 ++ 173 - 181
- Banhawy, M.A. and Anwar, I. M. 1970. Proc. Egy. Accd. Sci., 23 : 189.
- Banhawy, M. A. and Fares, N., 1977. J. Reprod. & Fert., 51.
- -------------------------------------, 1987 Amer. J. Anat, 179: 277-284.
- Banhawy,M. A. and Ganzuri, M. A., 1980. Proc. Egyp. Soc. Env. Sci : 41-54.

- ---------------------------------, 1984 . Biologic (Pakistan) 30 (2) : 177-181.

- ---------------- and Khattab, F.I. 1972, Proc. Zool Soc., 4 : 347 .

- Barr, M.L. and Bertram, E.G., 1949 : Nature 163, p. 676.

- Beams, H.W., 1931 : Anat. Rec., 49, p. 309.

- Beams, H.W., and King, R.L., 1934 : Ibid., 59, p. 363.

- Beams, H.W., von Breemen, V.L., Newfang. D.M. and Evans, T.C., 1952 : J. Comp, Neur., 96. p. 249.

- Beams, H.W., and Tahmisian. T.N., 1953 : Cytologia, 18, p. 157.

- Bourne, G., 1951 : Cytology and Cell physiology, Clarenedom Press. Oxford.

- Brachet, J. and Mirsky. A.E., eds. (1959-1961) : The Cell , 5 volumes. Academic Press, Inc., New York.

- Bridges. C. B, 1934 : Am. Nat. 69. p. 50.

- Brown. R.H.J., 1936 : Quart. J. Micr. Sci., 79, p. 73.

- Burgos. M.H. and Fawcett, D.W., 1955 : J. Biophys, Biochem. Cytol., I,P. 4 .

- Burke, J.D. 1970 : Cell Biology. Scientific Book Agency : Calcutta.

- Cajal, S.R., 1914 : Trab. Lab. Inv. Bilo., 12,p. 127.

- Caspersson T.O., 1950 : Cell Growth and Cell Function. A Cytochemical study. New York W.W. Norton and Co., New York.

- Casselman, W.G.B., 1951 : J. Exper. Med., 94; p. 549.

- Chopra, H.W., 1960 : Nature, 187, p, 73.

- Chouinard. L. A., 1969 : Cell Biol and cytopharmacol, venise, July 7-11.

- Cleveland, L.R., 1953 : Tr. Am. Phil. Soc., New Series, 43. p. 809.

- Coveil, W.P. and Scott, G.H., 1928 : Anat, Rec., 38, kp. 377.

- Cramer, W. and Ludford, R.J. 1925 : J.Physiol., 60, p. 342 .

- Cowdry, E.V., 1932 : Special Cytology , New York.

- Dalton, A. J. and Felix, M.D., 1953 : Am. J. Anat. 92. p. 277.

- ---------------------- : 1954 : Ibid., 94, p. 171.

- ---------------------- : 1956 : J. Biophys. Biochem. Cytol. 78, p. 1

- Danielli, J.F., 1954 : Colston papers, 7. p.1.

- Darlington, C. D., 1937 : Recent Advances in Cytology. J. and A. Churchill, London.

- Derobertis, E.D., 1987. " Cell and Moleculor Biology" Lee adn Febriger comp., Philadelivia.

- Dingle, J.T., 1072 : "Lysosomes" Holland Pub. Comp. Amestrdam.

- Dobzhansky. T., 1947 : Génetics and the Origin of Species, Colombia University Press, Nwe York.

- De Duve, C., 1959 : Exp. cell Res. Suppl., 7, p. 160 .

- De Duve, C., Pressman. B.C., Gianetto. R., Wattiaux R. and Applemans, F., 1955 : Biochem. j., 60, p. 604.

- El-Beih, Z.M., 1967 : Ph.D thesis. Cairo University.

- -----------------, 1974 : Bull. Fac. Sci. Cairo Univ., 45 p. 1.

- Fawcett. D.W., 1967 : The Cell Saunders Company, Philadelphia and London.

- Fawcett, D.W. and Ito. S. 1965 : Am. J. Anst. 116, p.567.

- Ganzuri, M. A., 1975 : Ph.D. thesis. Ein Shams University.

- Gatenby, J. B., 1922 : Quart. J. Micr. Sci., 66, p. 295.

- -----------------, 1953 : J. Roy. Micr. Soc., 73, p.61.

- Gatenby, J.B. and Beams, H.W., 1950 : The Microtomist's Vade Mecum. London (Churchill) .

- Gatenby, J.B. and Moussa. Tohamy. A., 1948 : Nature 162, p. 736.

- ------------------------- 1949 : La Cellule, 52 (1), p.13.

- ------------------------- 1949 and 1950 : J. Roy. Micr., Soc. 69 (p. 185) and 70 (p. 342).

- Gatenby, J.B. Dalton. A.J. and Felix. M.D. 1955 : Nature 167, p.301 .

- Gresson, R. A. R., 1948 : Essentials of General Cytology Edinburgh, University Press.

- ------------------------- 1950 : Quart. J. Mier, Soc., 91, p. 73.

- Haeitz E. and Bauer, H., 1933 : Zeits. Zellforsch. u. mikr. Anat., 17, p. 67.

- Ham. A. W., 1965 : Histology. Lippincott Company. Philadelphia and Montreal.

- Hirsch G., 1939 : Form and Stoffwechse der Golgi-Korper Protoplasma monograph. Berlin.

- Howell, S.H. and Moundrianakis. E.M., 1967 : Molec. Biol., 27, p. 323.

- Hyden, H., 1960 : The neurone. In The Cell, Vol. 4 p. 215 (Brachet and Mirsky, eds.) Academic press, New York.

- Ito. S., 1965 : Histochem Cytochem., 13, p. 75.

- Keeton, W.T., 1968 : Elements of Biological Science. Norton and Company Inc. New York.

- Khattab, F.I., 1961 : Ph.D. Thesis. Ein Shams University.

- ----------------, 1967 : Exptl. Neurol., 18. p.133.

- Khattab. F.I. and Riad N., 1976 : Ain shams Sci. Bull. (in Press).

- Kirkman. H. and Severinghaus. A.E., 1938 : Anat. Rec., 70 (p. 413, 557), 71 (p. 79).

- Koller, P.C. 1947 : Symp. Soc. Exper. Biol., 1, p. 270.

- Kurtz, S.M. 1964 : Electron Microscopic Anatomy Academic Press. New York and London.

- Lacy, D., 1954 : J. Roy. Micr. Soc., 73, pp. 179 and 201.

- Leblond C.P. and Walker B.E. 1956 : Physiol. Rev., 36, p. 255.

- Lehninger, A.L., 1962 : Physiol. Rev., 42, p. 3, 467.

- Lehninger, A.L., 1964 : The Mitochondrion. W.A. Benjamin, Inc., New York.

- Lewis, W.H., 1931 : Bull. Johns Hopkins Hosp., 49, p. 17.

- Mazia. D., 1954 : Proc. Nat. Acad. Sc. 40, p. 521.

- Menke. W., 1962 : Ann. Rev., Plant physiol., 13, p. 27.

- Miller, O.L., Hamkalo, B.A, and Thomas C.A. 1970 : Science, 169, p. 392.

- Mollenhauer, H.H. and Whaley. W.G., 1963 : J. Cell Biol., 17, p. 223.

- Moussa, Tohamy, A., 1950 : J. Morph., 87, p. 27.

- Moussa. Tohamy A., 1952 : Am. J. Anat. 90. p. 379.

- ------------------------, 1956 : La Cellule, 57 (3) p. 319.

- ------------------------, 1961 : Ann. Zool. 3 (12) p. 161.

- Moussa, Tohamy A. and Banhawy. M., 1955 : J. Roy. Micr. Soc. 74 p. 162.

- ------------------------, 1959 : Ann. Zool., 3 (4), p. 43.

- ------------------------, 1960 : J. Roy Micr. Soc., 79, p. 19.

- ------------------------, 1962: Ann. Zool., 4 (2), p. 13.

- ------------------------, and El-Beih, Z.M., 1976 : Ain Shams Sci. Bull. (in press).

- Moussa, Tohamy A. and El-Beih, Z.M. 1970 : Ann. Zool. 6 (2) p. 59.

- ---------------------, 1972 : La Cellule, 69 (2). p. 191.

- ---------------------, 1976 : Ibid. (in press).

- Moussa, Tohamy A. and Gatenby., J.B., 1950 : Le Cellule, 53 (3), p. 269.

- Moussa,Tohamy A. and Khattab. F.I., 1957 : Ibid., 58 (3) p. 273.

- ---------------------, 1961 : Bull Sci. Tech. 4, p. 105.

- ---------------------, 1963 : Ibid., 6, p. 121.

- ---------------------, 1964 : Ibid., pp. 111, 121.

- Mühiethaler. K., 1961 : Plant cell walls. In : The Cell. Vol., 2 p. 85 (Brachet and Mirsky, eds) Academic press, New York.

- Murray, M. and Stout. A., 1947 : Am. J, Anat. 80, p. 225.

- Nicholson, JL., 1972. Quoted from Keeton, Norton Comp. (1972)

- Novikoff, A.B., 1961 : In "The Cell" Vol. 2 (Brachet and Mirsky eds.)

- Novikoff, A.B. and Holtaman, E., 1986 : Cells and Organelles. Holt / Rinehart / Winston. Inc., New York, Chicago, London, Sydney.

- Nowinski, W.W., 1934 : Publ. Staz Zool., Napoli, 14, p. 224.

- Painter, T.S., 1939 : Am. Nat., 78, p. 315.

- Palay, S.L., 1958 : The Morphology of secretion. In "Frontiers in Cytology" Yale University Press, New Haven.

- Parat, M., 1924 : C.K. Acad. Sci., Paris. 179, p. 543.

- Porter, K.R., 1954 : In "Dynamics of Growth Processes" Princeton University Press.

- ---------------, 1961 : J. Biophys Biochem. Cytol., 10, Suppl. 219.

- ------------------, 1966, In "Principles of Biomolecular Organization". p. 308. J. and A. Churchill, London.

- De Robertis. E.D.P., Saez, F.A. and De Robertis, E.M.F., 1975 : Cell Biology, Saunders Company, Philadelphia. London, Toronto.

- De Robertis, E. and Sabatini, D.D, 1960 : Fed. Proc., 19, p. 70.

- Robertson, J.D., 1959 : Biochem. Soc. Symp. 16, p. 3.

- Robertson, J.D., 1960 : prog. Biophys. Chem., 10, p.343.

- Roskin, G.U., 1945 : Rep. Acad. Sci., 41, p. 296.

- Rothestein, A., 1954 : Protoplasmatologia, 2, 4.

- Saez, F.A., Rojas, P, and De Rebertis E., 1936 : Ztscher. Zell Mkr. Anat., 24, p. 2727.

- Schrader, F., 1944 : Mitosis. Columbia University Press, New York.

- Sharp. J.W., 1943 : Fundamentals of Cytology. McGraw-Hill, New York and London.

- Sinnott, E.W. and Dunn, L., 1939 : Principles of Genetics McGraw-Hill, New York and London.

- Sjöstrand, F.G., 1953: Nature, 171. p. 30.

- -------------------, 1956 : Internat. Rev. Cytol., 5, p. 456.

- -------------------, 1967 : Electron microscopy of cells and Tissues Academic Press, New York.

- Stedman. E. and Stedman, E., 1943 : Nature, 152, p. 267.

- Strechler, B.L., 1962 : Time, Cells, and Ageing, Academic Press, New York and London.

- Sulkin, N. and Kuntz A., 1948 : Anat. Rec., 101, p. 33.

- Tandler, C.J. and Sirlin, J.L., 1962 : Biochem. Biophys. Acta, 53. p. 228.

- Thomas, O.W., 1948 : Quart. J. Micr. Sci., 89, p. 333.

- Thorpe, N., 1987. "Cell Biology", John Wiley & Sons Comp.

- Threadgold, L.T,, 1987: The Ultrastructure of the Animal Cell. Pergamon Press, Oxford, London, New York, Paris.

- Toner, P.G. and Carr, K.E., 1971 : Cell structure Churchill Livingstone, Edinburgh and London.

- Wettstein, D., 1959 : Ultrastruct, Res,mm 3, p. 235.

- White. M.G.D., 1935 : Proc. Roy. Soc. B. 119, p. 61.

- -------------------, 1945 : Animal Cytology and Evolution, Cambridge University Press.

- -------------------, 1961 : The Chromosomes. London (Methuen).

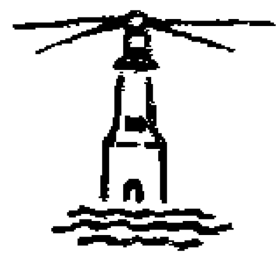
- Whiting. P.W., 1945 : Quart. Rev. Biol., 20, p. 231.

- Young. R.W. 1973 : Cell Biol., 57, p. 175.

رقم الإيداع	١٩٩٩/٤٥٦٨
الترقيم الدولى	ISBN 977-02-5783-4

١/٩٩/٢

طبع بمطابع دار المعارف (ج . م . ع .)



دار المعارف

١١٣٧٩٩/٠٢



